VERGLEICHENDE ANATOMIE DER ASPARAGOIDEAE, OPHIOPOGONOIDEAE, ALETROIDREAE, LUZURIAGOIDEAE UND SMILACOIDEAE NEBST BEMERKUNGEN ÜBER DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN OPHIOPOGONOIDEAE UND DRACAENOIDEAE

VON

DR. FRITZ ZWEIGELT

AUS DEM INSTITUT FÜR SYSTEMATISCHE BOTANIK AN DER K. K. UNIVERSITÄT IN GRAZ

Mit 29 Textfiguren und 10 Tafeln

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 20. JUNI 1912

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Absicht begonnen, die etwas fragliche systematische Gruppierung der im Titel angeführten Unterfamilien der Liliaceen durch die Darlegung ihrer anatomischen Merkmale auf eine teilweise vielleicht neue Grundlage zu stellen. Die Liliaceen, deren systematische Neugruppierung Herr Professor Dr. K. Fritsch (vergl. die Vorbemerkung zu den vergleichend anatomischen Untersuchungen von J. Menz)[1] auf Grund der von seinen Schülern durchgeführten vergleichend anatomischen Untersuchungen vornehmen will, werden in einer Reihe von Spezialarbeiten behandelt. Trotz des Strebens nach möglichster Vollständigkeit wird sich manche Lücke finden, und zwar zunächst vor allem deshalb, weil die Beschaffung des nötigen frischen Untersuchungsmaterials bisweilen auf die größten Schwierigkeiten stößt, so daß oft wichtige Vertreter und Zwischenglieder oder interessante Vegetationsorgane einer bestimmten Pflanze völlig unberücksichtigt bleiben mußten. Gleichwohl habe ich, diese Lücken auszufüllen, die Literatur in möglichst großem Umfange benützt, da sich in ihr manche wichtige Angabe findet, die zwar oft nicht nachkontrolliert werden konnte, gleichwohl aber geeignet ist, im Zusammenhang mit meinen Untersuchungen dem gesteckten Ziele näher zu kommen.

Was den Plan meiner Arbeit anbelangt, so bringe ich zunächst eine Übersicht über die zu untersuchenden Gattungen und die untersuchten Arten, nebst Angabe der Vegetationsorgane, die mir zu diesem Zwecke zur Verfügung standen.

Dann folgt der beschreibend-anatomische Teil, die Behandlung der Rhizikome, Caulome und Phyllome, und anhangsweise die Erörterung physiologischer und anderer Fragen, deren Behandlung nicht umgangen werden konnte, die aber im Interesse der Übersicht aus dem laufenden Texte des ersten Teiles ausgeschieden werden mußten. Ein weiteres Kapitel ist der Verwertung der Untersuchungsresultate für die systematische Gruppierung gewidmet, wobei ich den Versuch machen werde, Vorschläge für allfällige Änderungen zu bringen. Den Schluß bildet das Verzeichnis der verwendeten Literatur.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Professor Dr. K. Fritsch, für die anregende Teilnahme und für die vielen freundlichen Ratschläge zur Lösung schwieriger Fragen meinen aufrichtigsten Dank zu sagen, desgleichen auch Herrn Professor Dr. E. Palla, der mir in vieler Hinsicht mit seinen reichen Erfahrungen gerne ratend zur Seite stand.

[1] J. Menz, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gattung *Allium* nebst einigen Bemerkungen über die anatomischen Beziehungen zwischen *Allioideae* und *Amaryllidoideae* (a. d. Sitzungsbericht. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CXIX, Abt. I, Mai 1910).

Systematische Übersicht.[1]

Gattungen	Untersuchte Arten	Untersuchte Vegetationsorgane[2]
	Asparagoideae — Asparageae.	
Asparagus L.[3]	*A. acutifolius* L.	*W, Rh, St, Ph, LB, NB;*
	A. tenuifolius Lam.	*W, Rh, St, Ph, LB, NB;*
	A. maritimus (L.) Mill.	*W, Rh, St, Ph, LB, NB;*
	A. officinalis L.	*W, Rh, St, Ph, LB, NB, PB;*
	A. plumosus Baker	*W, WK, Rh, St, Ph, NB;*
	A. Sprengeri Regel	*W, WK, Rh, St, Ph, NB;*
	A. medeoloides Thumb.	*W, WK, Rh, St, Ph;*
	A. Krausii Baker	*W, St, Ph.*
Danaë Medic.	*D. Laurus* Medic. (= *racemosa* Mönch)	*W, Rh, St, Ph, NB;*
Semele Kunth.	*S. androgyna* Kunth.	*W, St, Ph, LB;*
Ruscus L.	*R. aculeatus* L.	*W, Rh, St, Ph, LB, NB, PB;*
	R. hypophyllum L.	*W, Rh, St, Ph, LB, NB, HB, PB;*
	R. hypoglossum L.	*W, Rh, St, Ph, LB, HB.*
	Asparagoideae — Polygonateae.	
Clintonia Rafin.	—	
Smilacina Desf.	*S. racemosa* Desf.	*W, Rh, St, LB, NB, PB;*
Majanthemum Web.	*M. bifolium* (L.) Schm.	*W, Rh, St, LB, NB, PB;*
Disporum Salisb.	*D. pullum* Salisb.	*St, LB;*
Streptopus Michx.	*Str. amplexifzlius* (L.) DC.	*St.*
Polygonatum Hill.	*P. verticillatum* (L.) All.	*W, Rh, St, LB, NB;*
	P. officinale All.	*W, Rh, St, LB, NB, PB;*
	P. multiflorum (L.) All.	*W, Rh, St, LB, NB, PB;*
Disporopsis Hance	—	
	Asparagoideae — Convallarieae — Convallarinae.	
Speirantha Maxim	—	
Theropogon Maxim	—	
Convallaria L.	*C. majalis* L.	*W, Rh, Sch, LB, NB, HB, PB;*
Reineckia Kunth.	*R. carnea* Kunth.	*W, Rh, LB.*

[1] Der Übersicht sind: Engler-Prantl »Die natürlichen Pflanzenfamilien«, II, 5, zu Grunde gelegt.

[2] Die Abkürzungen bedeuten: *W* = Wurzel, *WK* = Wurzelknollen, *NB* = Niederblätter, *Rh* = Rhizom, *St* = Stengel, *Sch* = Schaft, *Sto* = Stolonen, *LB* = Laubblatt, *HB* = Hochblatt, *PB* = Perianthblatt, *R* = Ranken, *Ph* = Phyllokladium.

[3] In der Nomenklatur hielt ich mich, so weit es sich um Pflanzen der mitteleuropäischen Flora handelte, an K. Fritsch »Exkursionsflora für Österreich«, 2. Aufl., Wien 1909, bezüglich der übrigen Formen war der Index Kewensis maßgebend.

Gattungen	Untersuchte Arten	Untersuchte Vegetationsorgane[1]
	Asparagoideae — Convallarieae — Aspidistrinae.	
Rohdea Roth.	*R. japonica* Roth.	*W, Rh, Sch, LB, PB;*
Gonioscypha Baker	—	
Tupistra Ker-Gawl.[2]	—	
Aspidistra Ker-Gawl.	*A. elatior* Blume	*W, Rh, St.*[3] *LB, NB, PB.*
	Asparagoideae — Parideae.	
Medeola Gronow[4]	—	
Scoliopus Torr.	—	
Paris L.	*P. quadrifolia* L.	*W, Rh, St, LB, NB, PB.*
Trillium L.	*T. sessile* L.	*W, Rh, St, LB, NB, PB.*
	T. recurvatum Beck.	*W, Rh, St, LB.*
	Ophiopogonoideae.	
Sansevieria Thunb.	*S. fasciata* Cornu	*W, Rh, LB, NB;*
Liriope Lour.	—	
Ophiopogon Ker-Gawl.	*O. Jaburan* Lodd.	*W, WK, Rh, Sch, LB, HB, PB;*
	O. japonicus Ker-Gawl.	*W, Rh, Sto, LB.*
Peliosanthes Andr.	—	
	Aletroideae.	
Aletris L.	—	
	Luzuriagoideae.	
Geitonoplesium A. Cunn.	—	
Eustrephus R. Br.	—	
Luzuriaga Ruiz et Pav.	*L. radicans* Ruiz et Pav.	*W, St,*[5] *LB;*
Behnia Dietrichs	—	
Philesia Comm.	—	
Lapageria Ruiz et Pav.	*L. rosea* Ruiz et Pav.	*St, LB.*

[1] Die Abkürzungen bedeuten: *W* = Wurzel. *WK* = Wurzelknollen, *NB* = Niederblätter, *Rh* = Rhizom, *St* = Stengel. *Sch* = Schaft, *Sto* = Stolonen, *LB* = Laubblatt, *HB* = Hochblatt, *PB* = Perianthblatt, *R* = Ranken, *Ph* = Phyllokladium.

[2] Capylandra Baker, welches Genus Engler-Prantl anführt, wird im Index Kewensis mit *Tupistra* Ker-Gawl vereinigt.

[3] *Aspidistra* besitzt nur einen Blütenstiel, der in der Achsel eines Niederblattes entspringt. Vgl. auch p. 14 ff.

[4] *Medeola asparagoides* syn. *Asparagus medeloides* (p. 3).

[5] Der ober- und unterirdische Stengel wurden untersucht. Von einem Rhizom kann man bei diesen Sträuchern und Halbsträuchern nicht sprechen.

Gattungen	Untersuchte Arten	Untersuchte Vegetationsorgane [1]
	Smilacoideae.	
Rhipogonum Forst.	—	
Smilax L. [2]	*S. sagittaefolia* Lodd. [3]	*W, St,* [4] *LB, R;*
	S. aspera L.	*St,* [4] *LB, R;*
	S. syphilitica Willd.	*W, St,* [4] *LB, R.*
Heterosmilax Kunth.	—	

Außerdem wurde Blatt und Wurzel von *Dracaena* Vandelli *fragrans* Ker-Gawl. einer Untersuchung unterzogen.

[1] Die Abkürzungen bedeuten: *W* = Wurzel, *WK* = Wurzelknollen, *NB* = Niederblätter, *Rh* = Rhizom, *St* = Stengel, *Sch* = Schaft, *Sto* = Stoloman, *LB* = Laublatt, *HB* = Hochblatt, *PB* = Perianblatt, *R* = Ranken, *Ph* = Phyllokladium.

[2] Mangels blühenden Materials war eine vollkommen verläßliche Bestimmung nicht möglich.

[3] *S. sagittaefolia* wird im Index Kewensis mit *S. aspera* vereinigt, was anatomisch nicht begründet ist.

[4] Der ober- und unterirdische Stengel wurde untersucht. Von einem Rhizom kann man bei diesen Sträuchern und Halbsträuchern nicht sprechen.

I. TEIL.

Die Anatomie der Vegetationsorgane.

(Die kleinen Ziffern verweisen auf den Anhang p. 64 ff. [460 ff.]).

Rhizikome.

Wurzeln.

Als Wurzeln treten bei unseren Pflanzen ausnahmslos nur Adventivwurzeln und deren Verzweigungen auf, da allen unterirdische, langlebige Stämme zukommen, aus denen die genannten Wurzeln hervorbrechen.

Der Zentralzylinder. Die Wurzeln aller untersuchten Spezies zeigen typischen Monokotylenbau; der Zentralcylinder wird von einem polyarchen, radiären Gefäßbündel gebildet. Bei *Asparagus officinalis* findet sich ein geschlossener Holzzylinder, der hohl, bei *Asparagus Sprengeri, plumosus,* verschiedenen Arten der Gattung *Smilax* dagegen solid ist (Taf. II, Fig. 11). Es handelt sich in solchen Fällen um die Erscheinung, daß außer dem Hadromparenchym auch die Zellen des Markzylinders einem Verholzungsprozeß unterworfen werden und daß vielfach auch die Elemente des Pericambiums sekundär zum Holzkörper geschlagen werden. Was die Elemente dieses verholzten Markes anbelangt, so handelt es sich um mechanische Zellen, die mehr oder weniger bastähnlich werden, bisweilen tatsächlich typische Bastfasern darstellen. So findet sich ein Strang echter Bastzellen in den Wurzeln vieler *Asparagus*-Arten, von *Ruscus aculeatus, hypoglossum, hypophyllum* und *Smilax*-Arten, während zum Beispiel die Stereiden bei *Convallaria majalis* (Taf. I, Fig. 4), kaum als echte Bastfasern bezeichnet werden können.

Bei *Aspidistra elatior* läßt sich an Längsschnitten sehr schön der allmähliche Übergang des Hadromparenchyms zum echten Bast beobachten, ein Beweis dafür, daß allen diesen mechanischen Zellen eine

gemeinsame Entstehung aus demselben Bildungsgewebe zukommt. Während in den älteren und den meisten jüngeren Wurzeln der besprochenen und anderer Spezies ein zentrales Mark auftritt, finden wir in jungen Wurzeln von *Majanthemum bifolium* konstant ein zentrales Gefäß, von dem die Hadromplatten radiär ausstrahlen. *Luzuriaga* verhält sich ebenso.

Erwähnt sei hinsichtlich der Anordnung der Hadromplatten, daß sie nicht immer streng radiär liegen, sondern bisweilen V-artig zusammentreten und zwischen sich Leptom einschließen.[1] Auch bei *Paris* und *Trillium* treten die größten Gefäße der Hadromplatten im Zentrum zusammen, ohne daß ein gemeinsames Zentralgefäß gebildet würde.

Bevor ich auf verschiedene anatomische Eigentümlichkeiten der Hadromelemente eingehe, möchte ich die bei *Asp. tenuifolius*, *Ophiopogon Jaburan* und *Smilacina racemosa* beobachtete Differenzierung der Wurzeln in Nähr- und anders gebaute Haftwurzeln näher besprechen.

Der Hauptunterschied zwischen den beiden Typen besteht in der verschiedenen mechanischen Ausstattung. Die Endodermen, die unten besprochen werden, besitzen im ersten Falle den Caspary'schen Strich und nur schwache Suberinlamellen, bei den Haftwurzeln dagegen außerdem vielfach auch verholzte, starke Zellulose lamellen. Die Verschiedenheiten im Bau des Hadroms zeigt uns am schönsten *Smilacina racemosa*. Dort, wo in den Haftwurzeln die größten Gefäße lagen, treten hier dünnwandige, großlumige, unverholzte Schlauchzellen auf, die als ontogenetische Vorläufer der Gefäße gedeutet werden müssen. Eine Stütze gewinnt diese Auffassung im Verhalten bei *Convallaria majalis* (Taf. I, Fig. 4), wo neben den größten Gefäßen auf einmal Interzellulargänge ausgebildet werden, die Bildung von Gefäßen also unterblieben ist, die dünnwandigen Schlauchzellen, die augenscheinlich nur für die jugendlichen Pflanzen von Bedeutung sind, längst rückgebildet wurden, ferner in einer interessanten analogen Erscheinung im Stengel verschiedener *Asparagus*-Arten (p. 32 [428].

Die Gefäße, beziehungsweise Tracheiden, sind reichlich getüpfelt, häufig mit Hoftüpfeln versehen, deren Höfe bisweilen schmal und elliptisch sind; die peripher folgenden Gefäße und Tracheiden stellen dagegen größtenteils Treppen-, Spiral- und Ringgefäße und Tracheiden dar.

Der Durchmesser der größten Gefäße ist gewissen Schwankungen unterworfen, für die einzelnen Spezies dagegen ziemlich konstant, so beträgt er für *Asp. medeoloides* 36·6 μ, *Ruscus hypoglossum* 24·5 μ, *Ruscus aculeatus* zirka 48 μ, *Danaë Laurus* 61 μ, *Aspidistra* 29·2 μ, *Sansevieria* 44 μ, *Smilax syphilitica* 85·5 μ u.s.f. Die Hadromplatten werden von einem 1 bis 2 schichtigen Hadromparenchym umgeben, das in stark verholzten Wurzeln ebenfalls verholzt wird. ([1]) Das Pericambium wird in manchen Fällen, so bei *Ruscus aculeatus* (Taf. I, Fig. 1) und bei verschiedenen *Smilax*-Arten (Taf. I, Fig. 3) mehrschichtig, so daß das Leptom von seiner peripheren Lage abgerückt erscheint. In manchen Fällen geht diese Erscheinung so weit, daß, wie bei *Sm. syphilitica*, Leptomstränge relativ tief im Hadromparenchym liegen, also von diesem überlagert werden. Diese namentlich in dicken Wurzeln recht häufige Erscheinung habe ich sonst nirgends beobachtet.

Das Leptom bietet in seinem Bau keine Besonderheiten. Schwach collenchymatische Verdickungen der Wände kommen bisweilen vor. In besonders stark verholzten Zentralzylindern werden die Leptombänder zu kleinen kreisförmig angeordneten, völlig isolierten Strängen zusammengedrängt.

Während *Sansevieria fasciata* und *Ophiopogon japonicus* keine außergewöhnlichen Bildungen aufweisen, zeigte *Ophiopogon Jaburan* in einigen Fällen so abnorme Verhältnisse, daß eine genauere Schilderung derselben an der Hand der Fig. 10 (Taf. II) nötig ist. Vielfach ist ja auch hier ein solider Holzzylinder entwickelt, der in den meisten Fällen das ganze Markparenchym umfaßt und aus prosenchymatisch gestreckten, rundlich getüpfelten Stereiden besteht. Häufig setzt aber eben hier eine Differenzierung ein: Das Zentrum durchzieht ein Strang parenchymatischer bis prosenchymatischer Zellen mit einseitigen, deutlich geschichteten, mehr oder minder stark verholzten Wandverdickungen, so daß das

---

[1] Vgl. darüber auch M. O. Reinhardt, der in seiner Arbeit »Das leitende Gewebe einiger anomal gebauter Monokotylenwurzeln« Inaug. Diss. zur Erl. d. Doktorwürde v. d. philos. Fakultät d. Friedr.-Wilhelm-Universität zu Berlin), Berlin 1885, ein gleiches Verhalten für die Musaceen angibt.

Lumen exzentrisch liegt und im Querschnitte eine elliptische oder nierenförmige Gestalt annimmt; um diese Zellen, die ziemlich regellos zu einem Strange zusammengeordnet liegen, gruppieren sich andere, die ebenfalls von den typischen Stereiden abweichen und entweder sich seitlich den ersteren anlegen oder dieselben in ein bis zwei Schichten umgeben. Obwohl auch sie nur lokale Wandverdickungen zeigen, unterscheiden sie sich doch wesentlich von den ersteren: Die Verdickungen beschränken sich vorwiegend auf die Radialwände, erscheinen nicht geschichtet, sondern homogen und sind im Gegensatze zu den ersteren, die zahlreiche, auch verzweigte Tüpfel zeigen, arm an Tüpfeln. Die Wandverdickungen sind gleich denen der später zu besprechenden Endodermiszellen verholzt, die Mittellamellen dagegen verkorkt. Sie zeigen also den chemischen und morphologischen Charakter von Endodermiszellen. Ihr Auftreten ist, wie gesagt, ein unregelmäßiges und nur vereinzelt legen sie sich wie eine Schutzscheide um die Zellen erster Art. Das Auftreten dieses »Spezialzylinders«, wie ich ihn nennen möchte, ist durchaus nicht in allen Wurzeln gleich. Bei manchen ist der Zentralzylinder massiv, ohne irgend welche Differenzierungen, in anderen Fällen treten nur die deutlich geschichteten Zellen des Spezialzylinders auf u. s. f. Umgeben ist der Spezialzylinder von dünnwandigen Zellen, die allmählich in die Stereiden des Holzzylinders übergehen. In vielen Fällen sind die Lumina der Zellen des Spezialzylinders mit braunen Massen erfüllt, die wahrscheinlich Gerbstoffe darstellen dürften. Die Bräunung erfaßt aber auch die Zellwände und kann gelegentlich in älteren Wurzeln den ganzen Zentralzylinder (Gefäße, Pericambium) ergreifen. (2)

Wie schon oben erwähnt, kommen hier ebenfalls zweierlei Wurzeltypen vor, die anatomisch in manchen Punkten voneinander abweichen (Nähr- und Haftwurzeln). (3)

Die Schutzscheiden und ihre Verstärkung. Die Endodermen,[1] die sich stets erst sehr spät, nach Entwicklung des Gefäßbündels und der Rinde differenzieren,[2] zeigen in den Wurzeln unserer Pflanzen weitgehende Verschiedenheiten; neben zarten Endodermen kommen selbst an den Wurzeln einer und derselben Pflanze solche mit mächtigen Verdickungsschichten vor und die Komplikationen erreichen ihren Höhepunkt, wenn wir noch die sekundären Verstärkungen der Endodermen von seiten des Rindenparenchyms in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen.

Im einfachsten Falle zeigen die Endodermiszellen nur den Caspary'schen Strich, der in den Radialwänden als kurzer Schatten zu erkennen ist (Nährwurzel von *Smilacina racemosa, Asparagus tenuifolius*, ferner die Seitenverzweigung der Wurzeln vieler anderer Pflanzen); in den meisten Fällen tritt jedoch auch schon die Suberinlamelle auf, die sich in Sudanglycerin als gleichmäßige, intensiv rotbraune Kontur erkennen läßt (zum Beispiel in den Nährwurzeln von *Ophiopogon Jaburan,* ferner in jungen Wurzeln von *Smilax sagittaefolia* [Taf. II, Fig. 7 *a*]). In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle treten überdies noch tertiäre Verdickungslamellen auf, die aus Cellulose bestehen und häufig nachträglich verholzen. Dieselben bilden entweder *C*-Scheiden oder *O*-Scheiden oder irgend welche Übergänge zwischen diesen beiden Typen.

Schwendener[3] hat bereits einige unserer Pflanzen auf die Verdickungsweise der Endodermiszellen hin untersucht.

---

1 Vgl. G. Haberlandt, »Physiologische Pflanzenanatomie« 4. Aufl. Leipzig 1909, p. 333 ff.

2 H. Müller, »Über die Metakutinisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen« Botan. Zeitung 1906, p. 53 ff.

3 S. Schwendener, »Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen« Berlin 1882, p. 28. Von Pflanzen, die für uns von Interesse sind, führt er an:

Mit *O*-Scheiden:	Mit *C*-Scheiden:
Smilax (pr. p.) *Rhodea, Ruscus racemosus* und *Smilax medica.*	*Ophiopogon, Convallaria, Ruscus Hypoglossum. Smilax Sarsaparilla, Smilax ovalifolia.*

Ferner als Beispiel mit dünnwandigen Scheiden: *Paris quadrifolia.*

Als typische *O*-Scheiden können gelten: *Paris quadrifolia* [1] (dies gilt natürlich für ältere Wurzeln); ferner *Smilax syphilitica* (Taf. I, Fig. 3), *Ophiopogon japonicus, Reineckia carnea* und *Rohdea japonica.* Bei *Aspidistra elatior* sind die Verdickungsschichten der Tertiärendodermen (4) an den Radialwänden am stärksten, so zwar, daß sie nach außen (gegen die äußeren periklinen Wände) an Mächtigkeit zunehmen, nach innen zu aber merklich schmäler werden. An den äußeren und inneren periklinen Wänden sind die Lamellen äußerst zart (Taf. X, Fig. 108).

In allen übrigen Fällen liegen *C*-Scheiden vor, die im einzelnen gewisse Variationen zeigen. So zeigen die Zellumina bei älteren Wurzeln von *Smilax sagittaefolia* Unregelmäßigkeiten und napfförmige Aussackungen nach innen, die meistens mit der Bildung großer Tüpfel im Zusammenhang stehen (Taf. 2, Fig 7 *c*), und ein ähnliches Verhalten bietet auch *Semele androgyna,* deren Endodermen bisweilen mehrschichtig werden und infolge der großen Unregelmäßigkeiten in der Bildung von Tertiärlamellen alle Übergänge zwischen *C*- und *O*-Scheiden zeigen.

Sehr schöne *C*-Scheiden, bei denen die Radialwandverdickungen scharf an den äußeren Tangentialwänden beginnen, zeigen *Luzuriaga radicans* (Taf. X, Fig. 112), ferner *Majanthemum bifolium,* weniger typisch mit Verdickungen, die sanft an den äußeren Tangentialwänden auslaufen, die Arten der Gattung *Polygonatum, Convallaria majalis* (Taf. I, Fig. 4), ferner alle Arten der Gattung *Asparagus.* Bei *Sansevieria fasciata* erfahren die Tertiärlamellen an den Radialwänden eine Verjüngung, ebenso bei *Dracaena fragrans.* Bei den *Ruscus*-Arten tritt diese Erscheinung normalerweise nicht auf, nur an einer abnorm gebauten Wurzel von *Ruscus aculeatus* habe ich sie beobachtet (Tafel I, Fig. 1). [2]

Hinsichtlich des chemischen Verhaltens [3] (5) ist für uns nur der Grad der Verholzung der Tertiärlamellen von Interesse, da ihm eine gewisse Bedeutung für die systematische Gruppierung zukommt.

Asparagus plumosus, medeoloides, tenuifolius zeigen keine, *Asparagus Sprengeri, Krausii* und *Danaë* schwache, *Semele* und die 3 *Ruscus*-Arten starke Holzreaktion.

Trillium, Luzuriaga sind in den Tertiärlamellen gar nicht, *Paris, Rohdea* und *Aspidistra* schwach, *Dracaena, Sansevieria, Ophiopogon* und *Convallaria* stark verholzt, während *Reineckia* und *Majanthemum* schwache, die *Polygonatum*-Arten keine Holzreaktion zeigen. Schwache Rötung mit Phloroglucin-Salzsäure ergibt sich auch für die *Smilax*-Arten.

In den Endodermiszellen treten manchmal große Tüpfel auf (*Semele, Smilax sagittaefolia*), kleine Tüpfel bei *Asparagus*-Arten etc.; in anderen Fällen (*Convallaria majalis*) sind sie sehr seicht oder bleiben ganz aus. [4]

Die Länge der Endodermiszellen ist ziemlich variabel: für *Asparagus medeoloides* zirka 183 μ, *Danaë Laurus* 305 μ, *Semele androgyna* 560 μ, *Polygonatum verticill.* 122 μ, *Rohdea japonica* 120—190 μ, *Ophiopogon japonicus* 240—300 μ, *Aspidistra elatior* 340—490 μ, *Smilax syphilitica* zirka 230 μ usf. Die Endodermis ist meistens einschichtig, in manchen Fällen aber auch mehrschichtig, so bei *Smilax sagittaefolia* (Taf. II, Fig. 7 *c*) und *Semele androgyna* [5]; die Endodermiszellen besitzen stets lebende Protoplaste. (6)

---

[1] Vgl. auch H. Müller, l. c., p. 68 (Gegensatz zu Schwendener).

[2] Die Variabilität im Bau des Endodermis bei den *Ruscus*-Arten, auf die Haberlandt l. c. p. 337 anspielt, scheint mir nur verständlich, wenn Haberlandt den Gattungsbegriff viel weiter faßt, also auch *Danaë* und *Semele* zu *Ruscus* einbezieht, wie das früher gebräuchlich war und auch von Schwendener l. c. p. 31 geschehen ist. (Vgl. dessen Fig. 55 auf Tafel 4.)

[3] Vgl. auch K. Kroemer »Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der *Angiospermen*-Wurzel« Bibliotheca botanica Heft 59, 1903; ferner H. Müller l. c.

[4] Vgl. H. Müller, l. c., p. 68.

[5] Im Gegensatze zu meinen Untersuchungen, die übrigens mit den Resultaten Schwendener's übereinstimmen (l. c. p. 31 unten: »Wo die Scheide aus zwei oder drei gleichartigen Zellschichten besteht....«), definiert Prof. Meyer, unter dessen Leitung die Arbeit H. Müller's entstanden ist, in »Erstes mikroskopisches Praktikum« 1898, p. 29, die Endodermiszellen unter anderem dadurch, daß sie nur einschichtige physiologische Scheiden darstellen, eine Auffassung, die verallgemeinert zurückgewiesen werden muß.

Daß die Endodermiszellen von Durchlaßzellen unterbrochen werden, ist selbstverständlich; die durch solche Zellen vermittelte Kommunikation zwischen Rinde und Zentralzylinder erhöht sich in solchen Fällen, wo mehrere, 2—3 Durchlaßzellen (*Paris, Trillium, Ophiopogon, Polygonatum multiflorum, Aspidistra* u. a.) oder sogar 4 Durchlaßzellen (*Luzuriaga radicans*) zu Gruppen zusammentreten und das Bild beherrschen.

Aber auch in alten Wurzeln, an die sich sklerotische Rindenzellen angelegt haben, bleiben die Durchlaßzellen meistens erhalten, was im Zusammenhang mit der reichen Tüpfelung der sklerenchymatischen Zellen der Rinde verständlich ist. Nur innerhalb der Mutterwurzel, beziehungsweise des Rhizoms, wenn die in Rede stehende Wurzel eine Adventivwurzel war, bildet die Endodermis einen geschlossenen Hohlzylinder. Ich konnte wenigstens nirgends Durchlaßzellen finden. Vergleiche auch H. Müller, der in seiner oft zitierten Arbeit auf diese Tatsache für die Wurzel von *Convallaria majalis* hingewiesen hat.

In sehr vielen Fällen erfährt die Schutzscheide jedoch eine sekundäre Verstärkung dadurch, daß Zellen (und zwar die innersten Zellen) des Rindenparenchyms eigentümliche Wandverdickungen erfahren und die Schutzfunktion der Endodermiszellen erhöhen. Von unseren Pflanzen kommen in dieser Hinsicht in Betracht: *Asparagus plumosus, Sprengeri, Danaë Laurus, Semele androgyna, Ophiopogon Jaburan* und *japonicus* und *Smilax sagittaefolia.*

Für *Asparagus Sprengeri* (Taf. II, Fig. 11) ist charakteristisch, daß die Wandverdickungen, die übrigens typische Holzreaktion zeigen, (7) ringsum gleich mächtig sind und reichliche, zarte, oft verzweigte Tüpfel führen.

Danaë, Semele und *Smilax sagittaefolia* (Taf. II, Fig. 7 *a, b, c*) stimmen in den Verdickungen der innersten Rindenzellen annähernd überein. Die Verdickungsschichten verjüngen sich allmählich gegen das äußere Ende der Radialwände, so daß sich die gesamten verholzten Verdickungsmassen auf die Innenwände und die inneren Teile der Radialwände konzentrieren. Die Schichtung ist stets sehr deutlich, die Zahl der in verschiedenen Richtungen verlaufenden Tüpfel sehr groß; das chemische Verhalten entscheidet in strittigen Fällen immer, ob wir eine Endodermiszelle oder eine ähnlich gebaute Rindenzelle vor uns haben.

Ophiopogon Jaburan,[1] die schon so oft genannte, interessante Gattung, besitzt eine vielschichtige Verstärkungszone, deren Zellen im Bau mit den inneren Zellen des Spezialzylinders übereinstimmen (s. p. 6 [402]). Die Verdickungsschichten sind derart angeordnet und so mächtig, daß das Zellumen auf einen winzig kleinen, an der äußersten Peripherie verlaufenden Zylinder reduziert erscheint (Taf. I, Fig. 2); die Schichtung ist sehr deutlich, die Tüpfel sind zahlreich, viel verzweigt und die chemische Verhalten läßt auf Verholzung schließen. (8) [2]

Bevor ich zum Bau des Rindengewebes übergehe, möchte ich noch zwei aberrante Bildungen besprechen: Bei *Ophiopogon Jaburan* beobachtete ich das Auftreten zweier Zentralzylinder in einer Wurzel, jeder mit einer eigenen Scheide umgeben, und F. J. Lewin[3] fand in der Wurzel irgend einer *Ruscus*-Art (die nähere Angabe der Spezies fehlt) neben der normalen Endodermis, die sich um den Zentralzylinder legte, zwei weitere Endodermen, eine im Kontakte mit der normalen, die andere frei im Rindengewebe. Die anomalen Endodermen umschlossen keine Gefäßbündel.

Für die Entwicklung der Endodermis bestehen nur Untersuchungen über *Convallaria majalis.* Schwendener (l. c., p. 64) hat nachgewiesen, daß die Scheide aus einem meristematischen oder

---

[1] *Ophiopogon japonicus* zeigt die zu schildernden Verhältnisse schwächer und weniger deutlich.

[2] Die hier beschriebenen Verstärkungsweisen fallen sämtlich in die Gruppe *c)* Verdickung der Scheidenzellen und der benachbarten Zellen der Rinde«, die Schwendener in seinem oben zitierten Werke p. 34 in der Zusammenstellung der Bildungsmöglichkeiten anführt. — Auch De Bary bringt in seiner vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane (Leipzig 1877) eine Unterscheidung der sklerotischen Zellschichten nach der Art und Weise, ob die Verdickungen der Zellwände ringsum gleichmäßig sind oder nicht und führt (p. 132) unter den ungleichmäßig verdickten *Asparagus* an, was so allgemein nicht behauptet werden kann.

[3] F. J. Lewin, »Formation of an irregular endodermis in the roots of Ruscus sp. (Ann. of Bot. 1900, Bd. XIV, p. 157, Referat, Botan. Jahresbericht 1900, II, p. 119).

procambialen Gewebe entsteht, dessen periphere Lagen sich nachträglich zum Rindengewebe, die innersten zum Leitbündelsystem differenzieren, während eine mittlere Meristemlage zur Scheide wird. Weitere Detailuntersuchungen fehlen.

Die Rinde. Bevor ich auf die spezielle Anatomie eingehe, möchte ich zur Orientierung die Bestandteile derselben anführen, die diesbezügliche Terminologie erörtern und sodann die Hauptunterschiede im Bau der Rinde unserer Pflanzen in übersichtlicher Gruppierung mitteilen.

Die Rinde zerfällt im allgemeinen in einen parenchymatischen Teil, dessen Wandungen aus reiner Cellulose bestehen; diesen umgibt ein ein- oder mehrschichtiges Korkgewebe, und zu äußerst liegt das Epiblem, das eigentliche Absorptionsgewebe, dessen Zellen in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle[1] zu Wurzelhaaren auswachsen. Nun aber zeigen unsere Pflanzen namentlich in der Ausbildung des Korkgewebes eine große Mannigfaltigkeit. Entweder ist es einschichtig und zeigt eine deutliche Differenzierung in Lang- und Kurzzellen oder es wird mehrschichtig und bildet einen derben Korkmantel und geht häufig ohne scharfe Grenze in das Epiblem über. (9)

Übersicht:

1. Mehrschichtige einheitliche Intercutis, ohne scharfe Differenzierung in Kurzzellen: *Asparagus officinalis,*[2] *maritimus, acutifolius, tenuifolius, Krausii, Sprengeri,*[2] *medeoloides, Smilax.*

2. Gemischte Intercuten: *Dracaena fragans, Sansevieria fasciata.*

3. Kurzzellen-Intercutis: *Ruscus aculeatus, hypophyllum, hypoglossum, Semele androgyna, Danaë Laurus, Smilacina racemosa, Majanthemum bifolium, Polygonatum vertic. offic.* und *multiflorum, Convallaria majalis, Reineckia, Rohdea jap., Aspidistra elatior, Paris, Trillium recurvatum* und *sessile, Luzuriaga radicans, Ophiopogon Jaburan* und *japonicus.*

Das Rindenparenchym besteht in den meisten Fällen aus dünnwandigen, mehr oder weniger gestreckten, parenchymatischen, getüpfelten Zellen, zwischen welche sich kleinere oder größere Intercellulargänge einschalten.[3] Bei *Paris* und *Trillium* beginnt das Rindenparenchym unmittelbar über der Endodermis mit dickwandigen, reich getüpfelten, ohne Intercellulargänge aneinandergereihten Zellen, die allmählich in das dünnwandige, intercellularenreichere periphere Parenchym übergehen. Alle Zellen führen reichlich Stärke (Taf. I, Fig. 5). Im Gegensatze dazu zeigt *Rhodea japonica* sogar unmittelbar über der Endodermis Intercellulargänge und wenige große Tüpfel, was dem Bilde im Querschnitt ein ganz anderes Aussehen verleiht. In allen übrigen Fällen ist das Rindenparenchym ohne weitere Differenzierung. Wichtiger für die vergleichende Betrachtung ist für uns das Auftreten und die Gestalt der Raphidenzellen, die wohl keiner Wurzel fehlen.

Die Raphidenbündel sind bei allen *Asparagus*-Arten relativ groß, die Länge der Zellen beträgt bei *Asp. tenuifolius* 190—240 μ, der Durchmesser 24—37 μ; für *Asp. medeoloides* beträgt die Länge zirka 134 μ der Durchmesser 36·6 μ, die Länge des Raphidenbündels ebenfalls 36·6 μ. *Asp. Krausii* (Taf. II, Fig. 15,) führt neben Raphiden in Zellen derselben Längsreihe auch Einzelkrystalle aus Calciumoxalat, die am Querschnitt vierseitig sind. Ebenso besitzt *Danaë Laurus* außer Raphiden, die hauptsächlich den peripheren Teil der Wurzel einnehmen, unmittelbar am Zentralzylinder lange schmale Zellen, die von einigen wenigen großen Krystallen erfüllt sind (Taf. II, Fig. 14). Für *Semele* gilt dasselbe. *Ruscus hypophyllum* und *hypoglossum* führen in der Rinde Raphidenschläuche von einer Länge von 98—150 μ und einem Durchmesser von 61 μ. Die Raphidenbündel sind 61 μ lang. Bei *Ruscus aculeatus* werden die Zellen so kurz, daß die Raphidenbündel sie vollständig erfüllen (Taf. I, Fig. 6). Krystalle fehlen

[1] H. Müller, (l. c., p. 55) erwähnt, daß *Convallaria majalis* der Wurzelhaare entbehre, was aber nicht richtig ist.

[2] Kroemer stellt die beiden Pflanzen zu den gemischten Intercuten, allerdings hat er sehr junge Wurzeln untersucht.

[3] Eine sehr regelmäßig gebaute Rinde besitzt *Luzuriaga radicans.*

durchwegs. Für die Polygonateen sind im allgemeinen kurze bauchige Zellen mit sehr kleinen Raphidenbündeln charakteristisch. Während die Aspidistrinen kleine Zellen von normalem Bau haben, sind dieselben bei den Parideen auffallend lang, 730—980 μ und besitzen trotz dieser Länge nur ein sehr kleines Raphidenbündel. *Sansevieria*, *Ophiopogon* und *Dracaena* besitzen kurze Zellen (Länge 60—120 μ), *Ophiopogon japonicus* außerdem noch Zellen mit wenigen langen Krystallen, die neben den bauchigen, fast isodiametrischen Raphidenzellen sehr schmal sind. Die Raphidenzellen der *Smilax*-Arten sind kurz und breit und fallen schon am Querschnitt durch ihre Größe auf. Erwähnt sei, daß auch hier die Rinde mit mächtigen Stärkemassen erfüllt ist und daß Raphidenzellen und stärkeführende Zellen oft in denselben Längsreihen miteinander abwechseln. Die Stärkekörner, die übrigens für alle Vegetationsorgane aller untersuchten *Smilax*-Arten charakteristisch sind, sind vielfach zusammengesetzt, zeigen nur undeutliche Schichtung und sind bisweilen von bedeutender Größe. In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß ich in einem Falle bei *Smilax sagittaefolia* (Taf. IV, Fig. 35) eine auffallend starke Wandverdickung (aus unverholzter Cellulose) einer Raphidenzelle beobachtet habe. Vergleiche auch die unterirdischen Caulome von *Smilax sagittaefolia* (p. 21 [417]). (10)

Die mehrschichtige Intercutis ist in erster Linie für die Arten der Gattung *Asparagus* charakteristisch und am schönsten bei *Asparagus plumosus* (Taf. II, Fig. 9) entwickelt. Am Querschnitte beginnt der Korkmantel mit dickwandigen, langgestreckten, gelbgefärbten Zellen, die hauptsächlich Korkreaktion zeigen; nach außen zu werden die Zellwände immer dünner und zeigen deutliche Holzreaktion; auch der Übergang in das mehrschichtige Epiblem ist ein allmählicher. Die Korkzellen sind langgestreckt, parenchymatisch und vereinzelt fein getüpfelt. Weniger mächtig ist die Intercutis bei *Asparagus officinalis*, *maritimus* und *acutifolius*, bei dem ebenfalls die dem Epiblem zunächstliegenden Zellen Holzreaktion zeigen. Bei *Asparagus medeoloides* läßt sich in jungen Wurzeln eine deutliche einschichtige Intercutis nachweisen, der jedoch eine Differenzierung in Lang- und Kurzzellen abgeht. Darüber liegt das einschichtige Epiblem. In älteren Wurzeln werden jedoch die der Intercutis zunächstliegenden peripheren Rindenzellen in den Verkorkungsprozeß einbezogen, so daß ebenfalls ein vielschichtiger Intercutismantel entsteht, dessen äußerste Zellen die dicksten Wände besitzen, die innersten dagegen allmählich in das unverkorkte Rindenparenchym übergehen.

Mit den *Asparagus*-Arten stimmen die von mir untersuchten Arten der Gattung *Smilax* durch den Mangel kurzer Zellen überein. Die Intercutis umfaßt nur sehr wenige Schichten, ist bisweilen nur einschichtig und ihre Zellen zeigen sehr regelmäßige Wandverdickungen, die manchmal intensiv braun gefärbt sind (vgl. Taf. III, Fig. 26, für *Smilax syphilitica*).[1]

Von den bisher besprochenen Arten und Gattungen verschieden verhalten sich die schon oft gemeinsam genannten Gattungen *Dracaena* und *Sansevieria*, als hier trotz der Mehrschichtigkeit der Intercutis stets deutliche Kurz- und Langzellen auftreten, die am Querschnitt zwar gar nicht, am Längs- und Flächenschnitt jedoch sofort wahrgenommen werden können und eine typische gemischte »Intercutis« repräsentieren.

Die Kurzzellen-Intercutis. Charakteristisch ist für diese Intercutis der Wechsel von langen und kurzen Zellen. Die langen Zellen zeigen den chemischen Charakter von Intercutiszellen, sind parenchymatisch und von variabler Länge: so besitzt *Ruscus aculeatus* solche von 98 μ, *R. hypoglossum* von 146 μ, *R. hypophyllum* von 122 μ, *Aspidistra elatior* von 36—122 μ Länge usw. Die Maße sind sehr verschieden und nur annähernd feststellbar. Die kurzen Zellen, die Durchlaßzellen sind, sind ursprünglich

---

[1] K. Kroemer, der einige Vertreter der Unterfamilien: *Asparagoideae* etc. ... untersuchte, fand eine einheitliche einschichtige Intercutis bei *Smilax aspera*, eine einheitliche mehrschichtige Intercutis für *Asparagus plumosus*, *Smilax officinalis*. Kurzzelleninterceuten stellte er fest u. a. für *Smilax herbacea*, für die Nebenwurzelzweige von *Asparagus officinalis* und *Asparagus Sprengeri*, gemischte Intercuten für *Aspsragus officinalis Sprengeri*, und *verticillatus*. Ich habe an alten Wurzeln der genannten und anderer *Asparagus*-Arten niemals kurze Zellen finden können, desgleichen nicht an den Arten von *Smilax*. Kurzzellen-Intercuten scheinen jedenfalls den jungen Zweigen der Nebenwurzeln zuzukommen.

zartwandig, erfahren aber später, wenn das Epiblem als Absorptionsgewebe zu funktionieren aufgehört hat, verschiedenartige sekundäre Wandverdickungen, die eingehend besprochen werden müssen.

Undeutlich und beständig zartwandig sind die kurzen Zellen von *Luzuriaga radicans* (Taf. II, Fig. 8). Für *Smilacinia, Polygonatum officinale, multiflorum* und *verticillatum* gilt im allgemeinen, daß auch die längst als Durchlaßzellen außer Funktion gesetzten kurzen Zellen sich hinsichtlich der Wandverdickungen nicht von den langen Zellen unterscheiden. Die radialen Längswände sind besonders schön bei *Polygonatum multiflorum* gewellt, schwächer bei *P. officinale*, fast gar nicht bei *Polygon. verticillatum*; die kurzen Zellen zeigen im Flächenschnitt eine quergestellte, kaum wellig konturierte Ellipse bei *P. multiflorum* (Taf. II, Fig. 12), annähernd ein Quadrat bei *P. verticillatum*, unregelmäßige Konturen bei *P. officinale*; *Majanthemum bifolium* zeigt bereits die Tendenz zur Ausbildung stärkerer Celluloselamellen an den Außen- und den äußeren Rändern der Radialwände, so daß eine sanft auslaufende Cellulosekappe gebildet wird. Noch weiter geht diese Erscheinung bei *Convallaria* und *Reineckia*. *C. majalis* (Taf. II, Fig. 13 *a, b*) besitzt kurze Zellen, die in der Fläche einen sehr regelmäßigen Kreis darstellen und deren Außenwände mächtige Cellulosekappen besitzen, die jedoch nur ein kurzes Stück an den Radialwänden herunterlaufen, während sie bei *Reineckia carnea* zwar nicht so mächtig, jedoch viel gleichmäßiger auch die Radialwände bedecken, so daß sie an jedem beliebig tiefgeführten Flächenschnitt stets deutlich in die Erscheinung treten (Taf. III, Fig. 16 *a, b*).

In weiterer Konsequenz dieses Prinzipes kommt es entweder zur Beschränkung des Cellulosepolsters auf die Außenwände oder auf die Radialwände, für welche letztere Tatsache als typisches Beispiel *Aspidistra elatior* dienen mag (Taf. III, Fig. 21). Hier zeigen allerdings alle Zellen, auch die Langzellen, in gleicher Welse die Verstärkung der Seitenwände durch Celluloselamellen, die gegen die Innenkante der Radialwände zu verschmälert sind, gegen die Außenkante dagegen divergieren und an den äußeren und inneren Tangentialwänden nur zarte Beläge bilden. In der Flächenansicht sind die kurzen Zellen ungefähr doppelt so breit als lang. Auch *Semele androgyna* zeigt vereinzelt so verdickte Radialwände an den kurzen Zellen (Taf. III, Fig. 31), doch treten diese Bildungen selten auf und beschränken sich bisweilen auf eine einzige Raumecke. Das andere Extrem, die vorwiegende Verdickung der Außenwände scheint bei *Ruscus, Danaë* und *Rohdea* verwirklicht. Die Verdickungsschichten bilden bei *Danaë Laurus* (Taf. III, Fig. 28 *a, b*) ungemein mächtige, manchmal von wenigen Tüpfeln durchquerte Außenpolster, die senkrecht auf die Radialwände aufsetzen. Passend geführte Flächenschnitte zeigen die starken Wandverdickungen. Etwas weniger scharf ist der Ansatz der Celluloseschichten an den Radialwänden von *Ruscus aculeatus* und noch schwächer bei *Rohdea*, die sich wieder dem Typus *Convallaria* nähert; in der Fläche sind die kurzen Zellen elliptisch oder dreieckig, die radialen Längswände der langen Zellen schwach gewellt und oft von unregelmäßigem, schrägen Verlauf. H. O. Juel[1] ist bezüglich *Rohdea japonica, Ruscus aculeatus* und *Polygonatum multiflorum* zu demselben Resultate gekommen. Juel und H. Leitgeb[2] geben an, daß häufig die unter den Kurzzellen liegenden Rindenzellen verkorken. Unregelmäßig auftretende Ver korkungen von Rindenzellen beobachtete ich bei *Ophiopogon Jaburan* dessen Intercutiszellen gleichmäßige Celluloseverdickungen tragen, ähnlich wie *Smilax syphilitica* (Taf. III, Fig. 26).

Die Verdickungen der kurzen Zellen von *Ophiogopon Jaburan* und namentlich von *O. japonicus* kommen in ganz anderer Weise zu Stande, was auch Juel schon beobachtet hat. Die Celluloselamellen werden nicht von den kurzen Zellen selbst, sondern von den darüberliegenden Epiblemzellen geliefert (Taf. III, Fig. 25), wovon man sich namentlich durch Einwirkung von Schwefelsäure leicht überzeugen kann.

Das Epiblem, dessen Zellen zu Wurzelhaaren auswachsen (wenigstens in der Mehrzahl der Fälle), geht jedoch als Absorptionsgewebe bald zugrunde. In manchen Fällen aber, so bei *Paris quadrifolia*,

---

[1] H. O. Juel, »Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Wurzeln«, Bihang Till. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 9 Nr. 9, 1884.

[2] H. Leitgeb, »Die Luftwurzeln der Orchideen«, Wien 1864, Denkschrift. d. math.-naturw. Klasse der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. XXIV, p. 197; p. 21 d. S.

Trillium, *Ruscus*-Arten, *Polygonatum officinale* (Taf. III, Fig. 22), *P. verticillatum*, teilweise auch bei *P. multiflorum* und *Luzuriaga radicans*, nehmen die Epiblemzellen eine konsistentere Gestalt an, bilden eine sekundäre, durchwegs verkorkte und meist gebräunte physiologische Epidermis, die die Intercutis in ihrer Schutzfunktion zu unterstützen hat. In der Flächenansicht bilden diese Zellen ein dichtes, derbwandiges Netz kurzer, polygonaler Komponenten, unter denen die typische Kurzzelleninterkutis gelegen ist.

An dieser Stelle muß aber eine sekundäre Veränderung des mehrschichtigen Epiblems besprochen werden, die ich bei *Semele androgyna* und *Aspidistra elatior* beobachtet habe[1] (Taf. III, Fig. 21). Die Epiblemzellen zeigen nämlich, unmittelbar über der Interkutis am stärksten, die Eigentümlichkeit, daß vorwiegend die Innenwände dichte schwarzgraue Massen feiner Leisten und Stäbchen aufweisen, die manchmal bis ein Drittel des Zellumens erfüllen; die Bildungen steigen, immer schwächer werdend, an den radialen Längs- und Querwänden hinauf und hören schließlich an den äußeren Tangentialwänden auf. Unmittelbar über den innersten Epiblemzellen folgen zentrifugal weitere, welche dieselbe Erscheinung, aber schwächer, zeigen, bis sie schließlich in den äußersten Zellen verschwindet. Die Untersuchung der chemischen Natur ([11]) dieses Filzes hat unzweideutig ergeben, daß es sich um eine spezifische Bildung der Zellwand handelt. Jedenfalls kommt diesen Bildungen, die Regelmäßigkeit in ihrer Verteilung zeigen, eine Schutzfunktion zu. Unstreitig erinnern sie an den Faserkörper, den die Deckzellen unmittelbar über den Durchlaßzellen der Exodermis bei den Orchideenluftwurzeln zeigen.[2] ([12]). — In vielen Fällen bleiben die abgestorbenen Haare des Epiblems erhalten, sie werden braun und bilden einen dichten Filz (*Smilacina*) auf der Oberfläche der Wurzel. Bezüglich der Entwicklungsgeschichte des Epiblems und der Intercutis bestehen in der Literatur nur Angaben über *Convallaria majalis*,[3] denen zufolge Epiblem und Intercutis unmittelbar hinter der Scheitelzelle gemeinsame Initialzellen haben und erst etwa vier Zellen hinter der Scheitelzelle sich trennen. Bezüglich der Entwicklung des mehrschichtigen Epiblems vgl. Anh. ([13]). Den Untersuchungen Müller's (l. c., p. 62) zufolge sind ferner die Wurzelspitzen aller rhizomtragenden Liliaceen im Gegensatze zu denen der zwiebeltragenden Liliaceen nachträglich kutinisiert (metakutinisiert). Es metakutinisieren die äußersten Schichten der Wurzelhaube, ein Ring von Epiblemzellen und acrofugal eventuell einige Embryonalinterkutiszellen, die dann den direkten Anschluß an die verkorkte Dauerinterkutis vermitteln. — Die Entstehung der Wurzelverzweigung und der Adventivwurzeln im Rhizom nimmt immer im Pericambium ihren Ursprung. Über das Verhalten der Zellen des Pericambiums und der angrenzenden Rindenzellen vergleiche H. Müller, p. 60 (l. c.), der diese Verhältnisse für viele Monokotylen studiert hat.

Wurzelknollen.

Das Auftreten von Wurzelknollen ist für die Asparagoideen und Ophiopogonoideen bekannt. Mir selbst standen nur Knollen von *Asparagus Sprengeri*, *plumosus* und *medeoloides* und *Ophiopogon Jaburan* zur Verfügung. Hinsichtlich der Anatomie werde ich mich kürzer fassen und immer auf die entsprechenden Kapitel der Wurzelanatomie hinweisen.

Für die knollige Erweiterung der Wurzel sind folgende anatomischen Tatsachen wesentlich:

1. Der Durchmesser des Zentralzylinders erfährt eine Erweiterung um ungefähr das Doppelte.

2. Die mechanisch wirksamen Elemente, namentlich diejenigen, welche die Schutzscheiden verstärken halfen, treten zurück und verschwinden bisweilen ganz.

3. Die leitenden Elemente werden mit Rücksicht auf die gesteigerte Inanspruchnahme vermehrt.

---

[1] Schon H. O. Juel hat bei *Semele androgyna* diese Erscheinung beobachtet, sich mit der Erwähnung der Tatsache jedoch zufriedengestellt. Für *Aspidistra* liegen diesbezügliche Angaben von K. Kroemer vor. Außer den von mir in Anm. [11]) angegebenen Reaktionen, die auch K. Kroemer durchgeführt hat, bringt er noch weitere, welche sämtlich für die Membrannatur dieser Bildungen sprechen.

[2] G. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie, 4. Aufl., p. 214.

[3] H. Müller, l. c., p. 55.

4. Das Rindenparenchym erfährt eine Massenzunahme um das 250—370fache, seine Zellen werden in zentripetaler Richtung enorm gestreckt.

Der Zentralzylinder zeigt gewisse Veränderungen. Während bei *Asparagus Sprengeri* das Mark verholzt war, wird es hier wieder dünnwandig und von unregelmäßigen, zum Hadrom gehörenden verholzten Zellgruppen durchzogen, die durchwegs reich getüpfelt sind (Taf. III, Fig. 29).

Auch bei *Asp. medeoloides* löst sich der Holzzylinder in den Knollen auf, doch treten hier keine weiteren Differenzierungen im Mark auf. Bei *Ophiopogon* macht sich die schon in den Wurzeln hervortretende Differenzierung in Haft- und Nährwurzeln auch in den Knollen geltend, indem in dem einen Falle auch der Spezialzylinder erhalten bleibt, die Endodermis die Tertiärlamellen behält und auch die sklerotischen Rindezellen im ganzen Verlaufe des Knollens nicht verschwinden, während in den Knollen an den Wurzeln der zweiten Art davon nichts mehr wahrgenommen werden kann. Betont sei, daß alle diese Veränderungen, die die Knollen bieten, unmittelbar nach der Erweiterung der Wurzel zum Knollen beginnen und daß der Zentralzylinder ebenso rasch wieder nach Verschwinden der Erweiterung den für die betreffende Wurzel charakteristischen Bau annimmt. Das Rindenparenchym wird in zentrifugaler Richtung bedeutend gestreckt, während seine Längendimensionen geringeren Veränderungen unterworfen sind. Es entsteht auf diese Weise ein großzeliges Gewebe, dessen Zellwände ungemein zart und tüpfellos sind. Dazwischen sind vielfach Raphidenzellen eingeschaltet. Die Höhe der Parenchymzellen ist bedeutend und beträgt im Maximum für *Asparagus medeoloides* 210, für *Asparagus Sprengeri* 250—360 μ; die Intercutis besteht bei den *Asparagus*-Arten aus mehrschichtigen Korkzellen, die im allgemeinen dünnwandig bleiben. Bei *Ophiopogon* tritt auch in den Knollen eine einschichtige Intercutis auf, die Mächtigkeit der Tertiärlamellen, die sich überall gleichmäßig anlegen, steht in innigem Zusammenhang mit der mechanischen Festigkeit des Zentralzylinders und in weiterer Konsequenz mit der Frage, ob der Knollen an einer Haft- oder an einer Nährwurzel gebildet wurde. In dem Rindenparenchym der Knollen habe ich nirgends Stärkekörner gefunden, wohl aber waren sie erfüllt mit einem dünnflüssigschleimigen Zellsaft.

Caulome.

Morphologie. Die Caulome gliedern sich in oberirdische (Stengel und Schaft) und in unterirdische (Rhizome), die in morphologischer und anatomischer Hinsicht von den ersteren beträchtlich abweichen. Die Rhizome sind jedoch nicht bei allen hieher gehörigen Unterfamilien typisch entwickelt. Typische Rhizome finden sich bei den *Asparagoideae* (*Asparageae, Polygonateae, Convallarieae, Parideae*), ferner bei den *Ophiopogonoideae* und *Aletroideae*. Die Sträucher und Halbsträucher (*Luzuriagoideae* und zum größten Teil auch die *Smilacoideae*) dagegen besitzen vielfach verzweigte Caulome, die, oberirdisch laufend, Laubblätter und Blüten tragen, unterirdisch verlaufend dagegen Niederblätter und Adventivwurzeln erzeugen. Weder morphologisch noch anatomisch ist in solchen Fällen eine scharfe Grenze zwischen ober- und unterirdischen Organen nachzuweisen. Allenfalls noch *Smilax* (so *Sm. syphilitica*) können Rhizome zugesprochen werden, während *Smilax sagittaefolia* und *aspera* den echten Sträuchern zugerechnet werden müssen. Ich werde solche Fälle im Anschluß an die anatomische Behandlung des Rhizoms erörtern, wenn ich allgemein auf die Grenzzone zwischen Rhizom und oberirdischem Stengel beziehungsweise Schaft zu sprechen kommen werde.

Das oberirdische Caulom ist entweder ein beblätterter Stengel (*Asparagus, Ruscus, Disporum, Majanthemum, Polygonatum, Smilacina, Paris, Trillium, Luzuriaga, Lapageria, Smilax*) oder ein Schaft, während die Laubblätter unmittelbar aus der Grundachse entspringen (*Convallaria, Reineckia, Rohdea, Sansevieria, Ophiopogon*) oder es entspricht nur einem Blütenstiel, der in der Achsel eines Niederblattes unmittelbar am Rhizom entspringt (*Aspidistra*). Ausläufer (Stolonen) finden sich bei der Gattung *Ophiopogon.* Zu Assimilationsorganen umgewandelte Achselsprosse besitzen ausnahmslos die Asparageen (Phyllocladien).

Das Rhizom.

Das Rhizom besitzt als Stengelorgan stets eine typische Epidermis; allerdings bleibt dieselbe nicht immer deutlich erhalten, namentlich dann, wenn durch die Bildung einer vielschichtigen Intercutis die Entstehung eines vielschichtigen, oft sehr mächtigen Korkmantels eingeleitet wird, dessen äußerste Zone häufig zerklüftet und zerstört wird. Späteren Erörterungen vorgreifend, will ich eine Übersicht über die Rhizome geben nach Maßgabe des Vorhandenseins oder Fehlens von Intercuten und im letzteren Falle auch von dem Gesichtspunkte aus, ob die Epidermis Spaltöffnungen besitzt oder nicht.

Tabelle I.

Epidermis mit Spaltöffnungen [1]	Epidermis ohne Spaltöffnungen [1]	Intercutis, einschichtig	Intercutis, mehrschichtig	Periderm
Ruscus aculeatus,	*Reineckia carnea,*	*Paris*	*Asparagus officinalis,*	*Sansevieria*
Ruscus hypophyllum,	*Aspidistra elatior,*	*quadrifolia.*	*Asparagus Sprengeri,*	*fasciata.* [5]
Ruscus hypoglossum,	*Trillium recurval.,*		*Asparagus plumosus,*	
Polygonatum multiflorum,	*Trillium sessile,*		*Asparagus medeol.*	
Polygonatum officinale,	*Majanthemum bifolium.*		*Asparagus acutifol.*	
Polygonatum verticillatum,			*Asparagus tenuifolius,*	
Convallaria majalis. [2]			*Asparagus maritimus,*	
			Danaë Laurus,	
			Rohdea japonica,	
			Smilacina racemosa, [3]	
			Ophiopogon Jab. u. *japon.* [4]	

[1] An der Ansatzstelle der Niederblätter tritt auch hier ein mehrschichtiges Korkgewebe auf.

[2] Spaltöffnungen sehr spärlich.

[3] Mit Rhizomhaaren (siehe unten!).

[4] Müller erwähnt *Ophiop. japonicus* als Beispiel für Rhizome ohne Intercuten und Periderm.

[5] *Sansevieria* steht in dieser Hinsicht ganz isoliert. *Dracaena* habe ich darauf nicht untersucht.

Für die Rhizome ist im allgemeinen eine Unterscheidung eines Zentralzylinders von einer gefäßbündelfreien Rinde charakteristisch. Besonders in jenen Fällen, wo der Zentralzylinder von einer deutlichen Endodermis umscheidet wird, ist die Feststellung einer Grenze leicht möglich, in anderen Fällen geht jedoch das Grundgewebe des Zentralzylinders allmählich in das der Rinde über, so daß nur aus dem Vorhandensein und Fehlen der Fibrovasalstränge die Grenze festgelegt werden kann. Auch hinsichtlich des Vorkommens einer Zylinderendodermis im Rhizom, will ich eine Tabelle II folgen lassen, aus der sich übrigens ohne weiteres ergibt, daß verwandtschaftliche Beziehungen nicht als Ursache des Vorhandenseins oder Fehlens zur Verantwortung gezogen werden können.

Die Epidermis. Die Epidermiszellen sind gewöhnlich von polyedrischer Gestalt, ohne daß die Längenausdehnung besonders vorwiegen würde. Die Außenwände sind zumeist stark verdickt und tragen eine derbe Cuticula und vielfach auch Cuticularschichten, die entweder auf die Außenwände beschränkt bleiben oder auf die Radialwände übergreifen; bisweilen erscheinen alle (auch die Innen)-Wände cutinisiert (Taf. III, Fig. 20 für *Paris quadrifolia*), wodurch ein direkter Anschluß an die verkorkte Hypodermis geschaffen wird. Bei *Majanthemum bifolium* beschränkt sich die Cutinisierung auf eine derbe, an jungen Rhizomepidermen regelmäßig gewellte Cuticula. In den meisten anderen Fällen, wenn wie bei *Paris* und *Trillium* alle Wände cutinisiert sind, erscheinen die Epidermen meist intensiv gebräunt und häufig greift die Bräunung auch auf das tieferliegende Gewebe über, wenn Verletzungen der Haut erfolgt sind u. a.

Tabelle II.

Endodermis (Zylinderendodermis) vorhanden	Endodermis fehlt [3]
Asparagus tenuifolius,	*Asparagus maritimus,*
Ruscus aculeatus,	*Asparagus officinalis,* [4]
Ruscus hypophyllum,	*Asparagus medeoloides,* [4]
Ruscus hypoglossum,	*Asparagus Sprengeri,*
Smilacina racemosa,	*Asparagus plumosus,*
Majanthemum bifolium,	*Asparagus acutifolius,*
Convallaria majalis,	*Danaë Laurus,*
Reineckia carnea, [1]	*Polygonatum verticillatum,*
Aspidistra elatior,	*Polygonatum multiflorum,*
Paris quadrifolia,	*Polygonatum officinale,*
Ophiopogon japonicus. [2]	*Rohdea japonica,*
	Trillium sessile,
	Trillium recurvatum,
	Luzuriaga radicans,
	Ophiopogon Jaburan,
	Smilax syphilitica,
	Sansevieria fasciata.

[1] Nur an der Unterseite des dorsiventral gebauten Rhizoms; Müller führt diese Pflanze als *Sanseviella carnea* (Syn. *Reineckia carnea*) an.

[2] Nach Müller außerdem noch *Smilacina stellata, Smilax China, Streptopus roseus* und *Str. bistortus.*

[3] Nach Müller auch verschiedene *Dracaena*-Arten.

[4] Müller gibt für beide Formen das Vorhandensein einer Endodermis an.

Eingehender muß die Rhizomepidermis von *Aspidistra elatior* und den 3 *Ruscus*-Arten besprochen werden (Taf. III, Fig. 24). Während die Cuticularschichten normalerweise einheitliche und zusammenhängende Beläge bilden, kommt es hier zu einer sehr mannigfaltigen, eigenartigen Auflösung derselben zu einzelnen Cutinkörnern, -lamellen, -knoten usw. in den Radial- und Innenwänden. Bei *Aspidistra* schalten sich diese Körner ganz unregelmäßig in alle Wände ein, während die zusammenhängende Außenlamelle verhältnismäßig zart bleibt. Bei *Ruscus aculeatus, hypophyllum* und *hypoglossum* dagegen bleiben die in die Radialwände vorspringenden Cuticularschichten mit denen der Außenwände zwar in Zusammenhang, bilden aber knopfähnliche, wulstartige, markante Vorsprünge, die am Querschnitt, namentlich aber in der Flächenansicht in die Augen springen (Taf. III, Fig. 18, 23). Manchmal bilden die Außenwände unter Verkürzung der in Mitleidenschaft gezogenen Radialwand tiefe Einstülpungen oder es sind ganze Radialwände kutinisiert (Taf. III, Fig. 27).

Die Epidermiszellen aller Rhizome sind kurz und zeigen keine Regelmäßigkeiten in ihrer Anordnung oder in bezug auf die Längsausdehnung des Rhizoms.

Spaltöffnungen fanden sich bei den Arten der Gattungen *Ruscus, Polygonatum* und *Convallaria.* Die Längsrichtung der Spaltöffnungen fällt annähernd mit der des Rhizoms zusammen.[1] Die Zahl derselben ist nicht überall gleich, relativ selten finden sich Stomata an den Rhizomen von *Convallaria*

[1] Guilland H. [»Recherches sur l'anatomie comparée et le développement de tissus de la tige dans les Monokotylédones« Ann. d. sc. nat. Botan., 6. série, T. 5, 1878] gibt p. 52 an, daß die Spaltöffnungen von *C. majalis* quergestellt seien, was nach meinen und Müller's Untersuchungen nicht richtig ist. (Vgl. auch H. Müller, l. c., p. 58.)

majalis. Die Spaltöffnungen aller *Polygonatum*-Arten sind über das Niveau der Epidermiszellen emporgehoben (Taf. III, Fig. 32). Die Schließzellen besitzen stark verdickte Bauch- und dünne Rückenwände, die Nebenzellen tragen deutliche, äußere Hautgelenke. Die vorderen Cuticularleisten sind sehr stark ausgebildet, die hinteren relativ schwach. Der Vorhof ist durchgehend mit dunklen, gelblichen, lichtbrechenden wachs- oder harzähnlichen Massen erfüllt.[1] (Ob immer oder nur zu bestimmten Jahreszeiten, konnte ich nicht beobachten.) Die Schließzellen sind kaum doppelt so lang als breit, der ganze Apparat in der Fläche annähernd kreisrund. Häufig kommt ein Funktionsloswerden der Spaltöffnungen vor, indem nicht nur die Schließzellen, sondern auch das tieferliegende Rindengewebe einem Verkorkungsprozeß unterliegen. Die hier nur fakultative Vernichtung von Luftspalten erreicht bei den *Ruscus*-Arten einen viel höheren Grad.

Vergleiche Taf. III, Fig. 17 als Beispiel für *Ruscus hypophyllum*, Taf. III, Fig. 30, als solches für *R. hypoglossum.* Die Variationen sind höchst mannigfaltig. In den meisten Fällen verschwindet die Zentralspalte, die Rücken- und Bauchwände werden dick und kutinisieren, die Kutinisierung greift rasch tiefer; häufig verschmelzen die hinteren Cuticularhörner zu einer einheitlichen Leiste, an der bisweilen die Hörnchen noch zu erkennen sind. Schließzelle, Vorhof und Hinterhof sind in anderen Fällen mit braunen granulierten Massen erfüllt usw. usw. Die Mannigfaltigkeit kann nur angedeutet, doch nie erschöpfend behandelt werden. Zudem sei bemerkt, daß der Grad der Rückbildung bei den drei Arten nicht gleich ist, daß vielmehr *R. hypophyllum* die weitestgehende Reduktion aufweist, daß sich ihm im Prozentsatz *R. hypoglossum* anschließt, während *R. aculeatus* die größte Zahl funktionstüchtiger Spaltöffnungen besitzt. Eine ganz analoge Erscheinung wird uns bei den reduzierten Laubblättern begegnen, so daß wir aus der Kombination beider auf die phylogenetischen Beziehungen der drei *Ruscus*-Arten zueinander schließen können (siehe p. 57 [453].

Die Intercutis. Im einfachsten Falle haben wir eine einschichtige Intercutis vor uns, das heißt, eine subepidermale Lage von Zellen (f. *Paris quadrifolia*, Taf. III, Fig. 20), die durchwegs untereinander gleichwertig sind und sich von einer gewöhnlichen Hypodermis der oberirdischen Caulome nur durch den Besitz einer Suberinlamelle unterscheiden.

In allen anderen, in Tabelle I (p. 15 [411]) angeführten Fällen mit mehrschichtiger Interkutis, beginnt die Bildung der Interkutiszellen in einer tiefer gelegenen Zellschicht. Die an sich zarte Mittellamelle erfährt an allen (periklinen und antiklinen) Wänden eine Auflagerung einer Suberinlamelle, auf die dann eine Celluloseschichte folgt. Die letztere ist verschieden stark: verhältnismäßig schwach bei *Smilacina,* auffallend mächtig und verholzt bei sämtlichen *Asparagus*-Arten und den übrigen in der Tabelle aufgezählten Formen. Von einer Regelmäßigkeit in der Gestalt und Anordnung dieser Zellen ist keine Rede. Sie bilden vielmehr einen mächtigen sklerotischen Mantel, der nicht nur biologisch (durch seine Undurchlässigkeit) für die Pflanze von Wert ist, sondern wohl auch einen mechanischen, peripheren Zylinder darstellt. Die Epidermiszellen bleiben vielfach intakt, in anderen Fällen fallen sie der Zerstörung anheim. An dieser Stelle muß auf das eigenartige Verhalten der Epidermis hingewiesen werden, wie es bei *Smilacina racemosa*[2] und nach Müller auch bei *Smilacina stellata* entgegentritt. Die Zellen der Epidermis über dem Intercutismantel sind in lange wurzelhaarähnliche Trichome ausgezogen (Taf. IV, Fig. 38). Die Intercutis ist in vielen Fällen arm an Schichten, so beträgt sie bei *Danaë Laurus* nur 2 bis 4 Zellreihen. Die Abgrenzung gegen das unverkorkte Rindenparenchym ist mehr oder weniger deutlich.[3]

---

[1] Vgl. Th. Wulff, »Studien über verstopfte Spaltöffnungen.«, Öst. bot. Zeitschrift 1898, p. 201.

[2] Einer späteren Arbeit bleibt es vorbehalten, die Entwicklungsgeschichte und Bedeutung dieser Haare klarzulegen. Schon Müller hat für *Smilacina stellata* darauf hingewiesen, daß sie kaum als Wurzelhaare (beziehungsweise per analogiam Rhizomhaare) also als Absorptionsorgane gelten können, da sie sich immer an älteren Rhizomen finden, die bereits eine lückenlose, mehrschichtige Interkutis besitzen. Ortmann (Beiträge zur Kenntnis unterirdischer Stengelgebilde, 1886) hat dieselben auf feuchtem Sande nicht zum Auswachsen bringen können, was bei Wurzelhaaren allgemein möglich ist.

[3] Bezüglich *Aspidistra elatior* vgl.: Yasuda H. The Botanical Magazine, Vol. VIII, Nr. 84, Tokyo 1894 (japanisch). [Referat im Botan. Zentralblatt, 58, p. 338.] Rhizom besitzt eine Cuticula, auf die mehrere Epidermiszellreihen folgen ohne Spaltöffnungen

Periderm. Nur in einem Falle, bei *Sansevieria fasciata*, konnte ich typische Bildung von Periderm beobachten. Die Rhizome, die einen bedeutenden Durchmesser erreichen und sekundäres Dickenwachstum aufweisen, sind mit einem schon mit freiem Auge sichtbaren ziegelroten Hautgewebe umkleidet, das sich als vielschichtiges Periderm erweist. Das Phellogen erzeugt radiale Zellreihen bis zu einer Mächtigkeit von zirka 20 Zellen, die durchwegs aus ihren Suberinlamellen beim Erhitzen mit Sudanglyzerin reichlich schmelzbare Korkstoffe austreten lassen. Phelloderm wird keines gebildet. Die Grenze gegen die Rinde ist scharf. Die Peridermzellen sind ungefähr zweimal so lang als breit.

Den Bau der Rinde und des Zentralzylinders möchte ich an einem typischen Beispiel, an *Convallaria majalis* (Taf. IV, Fig. 33), schildern. Der Querschnitt durch ein solches Rhizom zerfällt in zwei scharf voneinander gesonderte Partien, den Zentralzylinder und die Rinde, welche beide durch eine typische Endodermis getrennt sind. Die Endodermis (Zylinderendodermis) hat hier sogar von seiten der Rindenzellen eine 1- bis 2schichtige sekundäre Verstärkung erfahren, wobei die letzteren Zellen mit den eigentlichen Endodermiszellen in ihrer Gestalt vollständig übereinstimmen, nur mit dem Unterschiede, daß die Endodermiszellen im Gegensatze zu den ersteren keine Tüpfel besitzen. Von der Wurzelendodermis unterscheidet sich die Zylinderendodermis durch das Auftreten schiefer Querwände, die überhaupt nur Rhizomen zuzukommen scheinen. Der Zentralzylinder, der durch die Endodermis abgegrenzt wird, stellt nicht ein einziges radiales Gefäßbündel dar, sondern wird von einer größeren Anzahl selbständig verlaufender konzentrisch gebauter Bündel durchzogen; die peripheren Bündel stoßen mit dem Leptom an das Pericambium, die zentralen stellen typische leptozentrische (amphivasale) Bündel dar; das Mark und die Rinde werden von einem parenchymatischen, dünnwandigen, intercellularenreichen Gewebe gebildet.

Die übrigen Pflanzen bieten im Bau der Endodermis, der Gefäßbündel, in der Verteilung der Raphiden und Einzelkrystalle, im Auftreten von Stärke, in der Ausbildung einer Dorsiventralität und schließlich durch die Erscheinung des sekundären Dickenwachstums geringere oder größere Verschiedenheiten.

Die Zylinderendodermis zeigt, soweit sie abgesehen von *Convallaria* auftritt (Tabelle II, p. 16 [412]), im allgemeinen in den Rhizomen denselben Bau wie in den Wurzeln derselben Pflanze. Für *Smilacina* ist nur ein Caspary'scher Strich deutlich nachweisbar, *Aspidistra* zeigt sehr schön die Suberinlamellen und äußerst zarte Celluloseschichten; sehr deutlich ist auch die Endodermis von *Majanthemum bifolium*. In den meisten Fällen aber ist die Endodermis undeutlich, stellenweise unterbrochen und oft nur durch geeignete Korkreaktionen nachweisbar. Für *Reineckia carnea* ist charakteristisch, daß eine Endodermis nur an der morphologischen Unterseite der plagiotropen Rhizome auftritt, während an der Oberseite keine Spur davon zu erkennen ist. Im Zusammenhange damit, beziehungsweise mit dem Auftreten der Blattorgane und Wurzeln steht auch die Erscheinung, daß die Ventralseite eine gefäßbündelfreie Rinde besitzt, während an der Dorsalseite Mestomstränge regellos das Grundgewebe zu den einzelnen Laubblättern durchziehen (Taf. III, Fig. 19). In viel schwächerem Maße als hier zeigen manche *Asparagus*-Arten (*A. tenuifolius, acutifolius, maritimus*) Dorsiventralität, als die Endodermis, die an und für sich unregelmäßig auftritt, hauptsächlich auf die Unterseite beschränkt ist. Auch die Verteilung der Gefäßbündel deutet bisweilen auf ähnliche Verhältnisse. Plagiotrope Rhizome (zum Beispiel *Polygonatum*-Arten) tragen an ihrer ganzen Oberfläche trotz der Plagiotropie die Spaltöffnungen in gleichmäßiger Verteilung.

Auch das Verhältnis des Durchmessers des Zentralzylinders zu dem des ganzen Rhizoms ist, soweit es sich überhaupt annähernd feststellen ließ, sehr variabel. Für *Convallaria*, besonders aber für *Paris*, *Trillium* und *Majanthemum bifolium* gilt die Tatsache, daß sich die Gefäßbündel auf einen kleinen Zentralzylinder zusammendrängen, der vielleicht $^1/_2 - ^1/_3$ des Rhizomdurchmessers mißt, während beispielsweise bei den *Asparagus*-Arten und in noch viel ausgesprochenerem Maße bei den Arten der Gattung

(Schutz gegen Austrocknung). Dazu sei bemerkt, daß ich bei *Aspidistra* nur eine einschichtige Epidermis gefunden habe, und daß mehrere verkorkte Zellreihen nur an der Ansatzstelle der Niederblätter auftreten, was jedoch mit der Epidermis und ihrem Bau nichts zu tun hat.

Polygonatum ein sehr breiter Zentralzylinder auftritt, so daß nur ein schmaler Streifen für die bündelfreie Rinde übrigbleibt. An weiteren Beispielen die Variabilität zu zeigen, erscheint überflüssig.

Die Gefäßbündel sind in der Mehrzahl der Fälle konzentrisch. Und zwar bestehen sie aus einem Leptomstrang (Siebröhren und Geleitzellen), um den sich die wasserleitenden Elemente (Ring-, Schrauben-, Netz-, Treppen- und die an Masse alle anderen Typen überwiegenden Hoftüpfelgefäße, beziehungsweise -tracheiden) gruppieren. In vielen Fällen (*Ophiopogon Jaburan* und *japonicus*, *Asparagus medeoloides*, *Rohdea japonica*, *Polygonatum officinale* (Taf. X, Fig. 111 u. a.) ist der konzentrische Bau unvollkommen, als die Gefäße,[1] beziehungsweise Tracheiden nur in einzelnen Gruppen um das Leptom gelagert sind und Parenchymzellen den geschlossenen Ring herstellen. Bei *Smilacina racemosa* kommen beispielsweise neben konzentrischen Gefäßbündeln auch solche vor, bei denen das Leptom vom Hadrom in weitem Bogen umlagert wird, während die peripheren Teile vom Hadrom frei bleiben, wodurch ein Übergang zu den typisch collateralen Bündeln der meisten oberirdischen Caulome geschaffen wird. Das Leptom ist meist zartwandig, manchmal auch collenchymatisch verdickt. Die Hoftüpfel besitzen meist einen elliptischen Hof und einen spaltenförmigen schmalen Kanal. In seltenen Fällen besitzen zwei Tüpfel einen gemeinsamen Hof. Das Grundparenchym des Zentralzylinders ist meist dünnwandig und bildet in der Umgebung der Gefäßbündel keine Bastscheiden. Für *Ophiopogon japonicus* konnte ich zum Beispiel beobachten, daß die verholzten Zellen des mehrschichtigen Hadroms durchaus nicht aus lauter rein wasserleitenden Elementen zusammengesetzt sind, sondern daß namentlich die peripheren Zellen an mechanische Elemente durch das Auftreten einfacher, schräger, wenn auch zahlreicher Tüpfel erinnern; zweifellos kommt ihnen neben der wasserleitenden Funktion auch die der Festigung des Gefäßbündels zu. Am Querschnitt ist natürlich davon nichts zu erkennen. In einzelnen Fällen erfahren die peripheren Zellen des Zentralzylinders, zum Teil im Zusammenhang mit dem sekundären Dickenwachstum, unabhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen einer Endodermis eine sklerenchymatische Ausbildung und bilden dadurch einen mehr oder weniger deutlichen mechanischen Ring (bei *Smilacina*, *Polygonatum verticillatum*, *Asparagus Sprengeri*, *Danaë*); in anderen Fällen (*Asp. plumosus*) wird jedoch auf diese Weise der ganze Zentralzylinder verholzt (die Sklereiden sind reich getüpfelt) und bei *Asparagus plumosus* geht der Prozeß auch auf die Rinde über, so daß das ganze Rhizom einen soliden Holzzylinder darstellt, der von einem vielschichtigen Korkmantel umgeben ist. Das sekundäre Dickenwachstum, das ich bei *Asparagus Sprengeri*, *Danaë Laurus*, *Sansevieria fasciata*, *Ophiopogon Jaburan* und *japonicus*, *Smilax syphilitica* beobachtete, geht stets in typischer Weise vor sich. Die sekundären Gefäßbündel zeigen denselben Bau wie die primären. Das sekundär gebildete Parenchym bleibt entweder dünnwandig oder verstärkt den Holzzylinder.

Die Rinde besteht in den meisten Fällen, wofern sie überhaupt deutlich genug vom Zentralzylinder geschieden ist, aus parenchymatischen Zellen, die zuweilen unter der Intercutis collenchymatisch werden. Bei *Paris* und *Trillium* führt die Rinde und das Mark sehr viel Stärke. Ferner wurde für alle Rhizome das Vorhandensein von Raphiden und auch Einzelkrystallen nachgewiesen. Die Raphidenzellen stimmen hinsichtlich Gestalt und Größe im allgemeinen mit den für die Wurzeln wesentlichen Formen überein. In anderen Fällen aber, so bei *Smilax syphilitica* und *Polygonatum officinale*, sind die Zellen sehr groß und fallen schon am Querschnitte auf; bei *P. multiflorum* zeigte sich eine interessante Differenzierung in »Macro- und Microraphiden«, indem neben großen Zellen mit großen Bündeln kleine mit winzig kleinen Bündeln auftraten (Taf. IV, Fig. 36).

Erwähnen möchte ich dann noch eigentümliche Zellen, die bei *Smilacina racemosa* und *Polygonatum verticillatum* zur Beobachtung gelangten (Taf. V, Fig. 43). Die Zellen unterscheiden sich von den

[1] Für die Gefäße der *Asparagus*-Rhizome ist, soweit es sich um die zu den Niederblättern verlaufenden Fibrovasalstränge handelt, das Vorhandensein einer eigentümlichen, gelblichen, stark lichtbrechenden, granulierten, die Lumina vollständig erfüllenden Substanz charakteristisch. Vgl. auch die Niederblätter der *Asparagus*-Arten (p. 57 ff.), deren Sklereiden dieselbe Erscheinung zeigen.

übrigen Parenchymzellen gestaltlich gar nicht, sind reichlich mit Schleim erfüllt, in den eingebettet zahlreiche, kleine Krystallnädelchen auftreten. Ob diese Kryställchen auch Calciumoxalat sind, war nicht leicht zu ermitteln; in Essigsäure blieben sie beständig, doch hat auch die Salzsäure nach längerer Einwirkung keine merkliche Veränderung hervorgerufen. Daneben kommen bei einer Reihe von Rhizomen auch einzelne oder sehr wenige große Krystalle in den Schläuchen vor.

Nur Raphiden [1] in den Rhizomen:

Alle *Asparagus*-Arten,
alle *Ruscus*-Arten,
Smilacina racemosa,
Majanthemum bifolium,
alle *Polygonatum*-Arten,
Paris,[2] *Trillium sessile*[2] und *recurv.,*[2]
Rohdea japonica,
Sansevieria fasciata,
Convallaria.

Neben Raphiden auch Einzelkrystalle:

Danaë Laurus,
Reineckia carnea,
Aspidistva elatior,
Ophiopogon Jaburan[2] und *japonicus.*

Der Gefäßbündelverlauf im Rhizom, hinsichtlich dessen ich auf die Untersuchungen Falkenbergs[3] verweise, der *Paris quadrifolia, Majanthemum bifolium, Asparagus officinalis* und *Ruscus hypoglossum* prüfte, folgte im allgemeinen dem Palmentypus. Derselbe tritt allerdings in den Knoten nicht deutlich hervor, da sich dort nicht behaupten ließe, daß die Mehrzahl der Bündel in einem weiten Bogen durch die Mitte zieht, wohl aber lösen sich unmittelbar unter der Insertion des Blattes einzelne Bündel von der Peripherie los und ziehen vor ihrem Austritte in die Blätter in weitem Bogen durch die Mitte. Für *Reineckia carnea* habe ich selbst an Serienschnitten beobachtet, daß die Bündel auch im Innern des Zentralzylinders verlaufen, also einen weiten Bogen beschreiben.

Im Rindengewebe finden sich meistens keine Gefäßbündel, da die Blattspurstränge stets auf dem kürzesten Wege den Zentralcylinders verlassen und in die Blätter ausbiegen. Dasselbe gilt auch für die Wurzeln, die fast senkrecht auf die Rhizome aufsetzen.[4] Nur in einem Falle, bei *Trillium recurvatum,* beobachtete ich am Querschnitte in die Rinde eingebettete, querdurchschnittene Wurzeln, die eine Strecke im Rhizom parallel mit dem Zentralzylinder liefen und erst weiter hinten hervorbrachen.

Übergangszone vom Rhizom zum oberirdischen Caulom.

Ohne Rücksicht darauf, ob das Rhizom ein Sympodium ist (zum Beispiel *Majanthemum bifolium Ruscus hypoglossum, Polygonatum* u. a.) oder ein Monopodium (zum Beispiel *Paris quadrifolia*), gruppieren sich, ganz allgemein gesprochen, Gefäßbündel in bestimmter Zahl zu einem Zylinder, der in manchen Fällen von einer Zylinderendodermis umscheidet wird. Allmählich[5] treten unter der Endodermis mehrere Reihen kleiner Zellen auf, die, nach oben verfolgt, schließlich collenchymatisch werden und endlich einem mehrschichtigen Bastring Platz machen, von dem aus bisweilen eine Verholzung des Markparenchyms

[1] Die Raphidenzellen liegen in Rinde und Zentralzylinder; nur bei *Conv. majalis* habe ich sie in der Rinde sehr selten, im Zentralzylinder gar nicht gefunden. Treten sie überall auf, so finden sie sich in der Rindenschichte reichlicher als im Zentralzylinder.

[2] Die Rhizome führen reichlich Stärke.

[3] Falkenberg, »Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen, Stuttgart 1876, p. 52 ff.

[4] Anhangsweise sei erwähnt, daß die Entstehung der Wurzel im *Pericambium* des Rhizoms häufig von einem Verholzungsprozeß im angrenzenden Gewebe des Rhizoms begleitet ist, wodurch die Zugfestigkeit erhöht wird.

[5] Die Darstellung bezieht sich nicht auf entwicklungsgeschichtliche Vorgänge, sondern auf die aufeinanderfolgenden Querschnitte und die sich dabei ergebenden geänderten Bilder, die immer natürlich Dauergewebe zeigen.

einsetzt. Vielfach (zum Beispiel *Majanthemum bifolium, Convallaria majalis, Asparagus tenuifolius*) bleibt die Endodermis noch lange erhalten, wenn auch der Bastring schon längst entwickelt ist; schließlich aber bleiben in den oberen Zellen die Verkorkungen usw. aus und die Zellen der Endodermis werden in den Verband des Rindenparenchyms aufgenommen. Gleichzeitig mit der Ausbildung eines mechanischen Ringes haben auch die Gefäßbündel eine Veränderung erfahren: Die konzentrischen Bündel werden zu collateralen, indem die Hadromelemente der Außenseite zurücktreten, die der Innenseite sich aber vermehren. Die einzelnen Vorgänge sind schwer zu durchschauen, namentlich dann, wenn, wie bei den *Ruscus*-Arten, die Bündel der Rhizome arm an Zellen sind, die der Caulome dagegen aus einer großen Menge von leitenden Elementen sowohl im Leptom als im Hadrom zusammengesetzt werden.

Die Gefäßbündelbastscheiden, die unabhängig vom mechanischen Ring auftreten, dürften mit Rücksicht darauf, daß die mechanischen Zellen selten typischen Bast darstellen und überdies in der Mehrzahl der Fälle, durch morphologische Zwischenglieder mit dem Grundparenchym verbunden sind, aus letzterem hervorgehen (vgl. unten p. 34 [430]). Erwähnen möchte ich auch, daß die Holzkörper mancher *Asparagus*-Arten zum Beispiel *officinalis*, als mächtige Zapfen in die Rhizome vorragen und dort allmählich aufhören. Solche Bildungen haben mit einer cambialen Entwicklung nichts zu tun, sondern sind sekundäre Erscheinungen, die eine mechanische Festigung bezwecken. Bei Pflanzen, deren oberirdische Caulome keinen mechanischen Ring haben (*Rhodea, Paris, Trillium*), bleiben alle Veränderungen an der Peripherie des Zentralzylinders aus; die außerhalb desselben laufenden Bündel gehen schließlich zu den Niederblättern und Laubblättern ab, so daß die Rinde allmählich gefäßbündelfrei wird. In der Übergangszone ist die Rinde meist noch vielschichtig, ihre Zellen sind häufig gebräunt.

Die unterirdischen Caulome der Sträucher und Halbsträucher.

Schon *Smilax syphilitica*, die ich unter den Pflanzen mit typischem Rhizom erwähnt habe, hat durchwegs collaterale Bündel, Hadrom und Leptom liegen einfach nebeneinander. Gleichwohl sprechen die übrigen Merkmale für ein typisches Rhizom. Anders verhalten sich *Smilax sagittaefolia* und *Sm. aspera*. Die Gefäßbündel dieser beiden unterscheiden sich von denen im oberirdischen Stengel dadurch, daß die mechanischen Zellen die Bündel vollständig umscheiden. Der mechanische Ring, der immer vorhanden ist, zeigt jedoch vielfach Unterbrechungen und wird an solchen Stellen von verholztem Grundparenchym überbrückt (Taf. IV, Fig. 34); *Smilax aspera*, auf die sich diese Figur bezieht, zeigt eine weitere Eigentümlichkeit: In der unmittelbar am Erdboden befindlichen Stengelregion tritt um den Zentralzylinder herum eine mächtige Schutzscheide auf. Schon mit freiem Auge gibt sie sich als braune Linie zu erkennen. Sie ist ein- bis mehrschichtig, *c*-förmig verdickt und wandert dort, wo der mechanische Ring unterbrochen ist, auch tiefer in das Grundgewebe hinein. Die Verdickungsschichten sind hauptsächlich auf die Innen- und Seitenwände beschränkt. Bemerkt sei, daß diese Endodermis bei *Smilax aspara* nicht ein konstantes Merkmal für die unterirdischen Caulome dieser *Smilax* gelten kann, sondern daß sie, nach unten verfolgt, wieder aufhört; was die Pflanze veranlaßt haben mag, gerade unmittelbar am Erdboden zur Ausbildung einer so mächtigen Schutzscheide zu schreiten, bleibt allerdings dunkel. [1]

Smilax sagittaefolia besitzt allerdings keine Schutzscheide, dafür aber finden sich in der Rinde andere Eigentümlichkeiten; die Rinde, die im oberirdischen Stengel durchgehends verholzt ist (siehe p. 29 [425], zeigt hier Gruppen von sklerenchymatischen Zellen (Taf. IV, Fig. 39). Diese Sklereiden, die teils als Hypodermis, teils tiefer im Rindengewebe auftreten, sind zunächst umgewandelte Raphidenzellen, denn es ist charakteristisch, daß in der besagten Stengelregion Raphidenbündel nur in Sklereiden auf-

[1] R. Schulze, »Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen«, Engler, Botanische Jahrbücher, Leipzig 1893, Bd. 17, p. 380, erwähnt, daß *Smilax glycyphylla* und *Heterosmilax Gaudichiana* ebenfalls eine Endodermis besitzen. Für die zweite Form erwähnt er, daß die Innenwandungen der äußersten Schichten des mechanischen Gewebes stärker verdickt seien als die Außenwandungen.

treten (Taf. V, Fig. 50). Die Lumina dieser reich getüpfelten Zellen sind unregelmäßig, bis kreisrund (im Querschnitte), oft exzentrisch. Die Mittellamellen dieser und anderer Zellen sind häufig gebräunt; dünnwandige Zellen sind außerdem oft mit braunen Inhaltskörpern erfüllt. Neben den Raphidenzellen sklerotisieren auch andere, erstere jedoch konstant. Auch bei *Smilax sagittaefolia* hört die aberrante Bildung tiefer im Erdboden auf, hat also denselben Verbreitungsbezirk auf der Pflanze wie die Endodermis von *Smilax aspera.* (14)

Über die strauchigen *Luzuriagoideae* ist nicht viel hinzuzufügen. Im unterirdischen Caulom sind so wie bei den letztgenannten *Smilax*-Arten die Gefäßbündel von gleichmäßigen mechanischen Scheiden umgeben, deren Elemente hier nicht echten Bast darstellen. Vereinzelt laufen Bündel auch in der Rinde, die sich mehr oder weniger vom mechanischen Ring entfernen. An deren unteren, noch oberirdischen Stengeln, die bereits einen Übergang zum unterirdischen Caulom darstellen, finden sich Spaltöffnungen, die im Flächenschnitte von denen oberer Stengelglieder abweichen. Während die beiden Schließzellen dort in der Fläche nahezu zu einem Kreis zusammentreten, sind sie hier (Taf. IV, Fig. 37) vielmehr isoliert und individualisiert, so daß der ganze Apparat in der Richtung der Zentralspalte eingezogen erscheint. *Lapageria* habe ich hinsichtlich der Rhizome nicht untersucht.

Der Stengel.

Die Zellen der Epidermis stellen mit wenigen Ausnahmen ziemlich regelmäßige Prismen dar, deren obere und untere Begrenzungsflächen auch schief aufsitzen, wenn die Zellen im Verbande prosenchymatisch werden. Die Epidermis besitzt stets eine Cuticula, die entweder allein auftritt (*Asparagus tenuifolius* und *medeoloides, Smilacina, Majanthemum, Paris, Trillium sessile* und *recurvatum* und *Aspidistra*) oder in Verbindung mit Cuticularschichten, die entweder auf die Außenwände beschränkt bleiben (*Asparagus officinalis, Sprengeri, maritimus, acutifolius, Ruscus hypoglossum, hypophyllum, Disporum*) oder mehr oder weniger tief auf die Seitenwände übergreifen (*Asparagus plumosus, Krausii, Danaë, Semele, Ruscus aculeatus, Polygonatum multiflorum, Lapageria rosea, Smilax syphilitica*) oder endlich die Cutinisierung erfaßt alle, auch die Innenwände (*Polygonatum verticillatum*) und bildet solcherweise einen direkten Anschluß an das verholzte Rindengewebe (*Luzuriaga, Smilax sagittaefolia, Smilax aspera).*

Die Cuticula bildet ein zartes, aber immerhin deutliches Häutchen, das entweder gar nicht gewellt ist (*Asparagus tenuifolius*) oder mit längsverlaufenden Doppelrillen über jeder Radialwand versehen (*Asp. medeoloides*) oder, wie bei *Smilacina* und *Polygonatum,* über den Radialwänden schwach gefurcht ist. Für *Majanthemum,* noch mehr aber für *Paris* und *Trillium* (Taf. V, Fig. 44) gilt das Auftreten einer ungemein zart und reich gefältelten Cuticula. Für *Aspidistra* ist am Stengel das Vorhandensein einer gleichmäßig dicken, gewellten, mächtigen Cuticula charakteristisch. Inwieweit wir berechtigt sind, hier von einer Cuticula allein zu sprechen, ist schwer zu entscheiden, da weder das optische Bild noch die Chlorzinkjodreaktion genügend Aufschluß gibt. Überhaupt scheint für die mehr am Schlusse im System stehenden Gruppen in dieser Hinsicht eine gewisse Variabilität vorzuliegen, die uns bei den Blättern noch stärker entgegentreten wird. Auch hinsichtlich der unten zu besprechenden Cuticularschichten ist in vielen Fällen keine Grenze zu ziehen, namentlich dann, wenn die Cutinisierung auf die Innenwände übergreift oder (*Polygonatum verticillatum*) das ganze Rindenparenchym beherrscht. Für die *Asparagus*-Arten ist meistens das Vorhandensein mächtiger Cuticularschichten charakteristisch (*A. officinalis*). In den in der Einleitung (siehe oben) angeführten hieher gehörenden Fällen beschränken sie sich auf die Außenwände oder bilden (im Querschnitt) über den Radialwänden nur kleine Zäpfchen, die aber nicht in die Radialwände vordringen. Bei *Ruscus hypoglossum* und *hypophyllum* beschränken sich die Cuticularschichten auf die äußere Hälfte der Außenwände. Die Außenwände sind demgemäß von sehr variabler Mächtigkeit. Bei typisch xerophilen Formen wie *Asparagus Krausii* (Taf. V, Fig. 42), *Asp. plumosus*

(Taf. V, Fig. 45), *Smilax aspera* (Taf. V, Fig. 46) und *Sm. sagittaefolia* erreichen die Außenwände eine Mächtigkeit, die die Höhe des Lumens zuweilen übertrifft.

Die Seitenwände sind in ihrer Ausbildung abhängig von der Entwicklung der Cuticularschichten. Für *Asparagus*-Arten gelten zarte Radialwände, wofern nicht xerophytische Anpassung sie verändert hat. Die Seitenwände sind immer getüpfelt. Die Cuticularschichten ragen entweder mit zarten Lamellen in die Radialwände hinein (*Danaë* und *Semele*) oder sie dringen keilförmig vor und verursachen eine konische Divergenz der Konturen nach außen (*Ruscus aculeatus*, Taf. V, Fig. 40). Hier zeigt sich auch in interessanter Übereinstimmung mit dem Rhizom eine fakultative Auflösung der Cuticularschichten in einzelne Körner und Lamellen. Am weitesten geht die Versteifung der Seitenwände bei den xerophytisch lebenden *Smilax*-Arten (Taf. V, Fig. 46), wo das Hautgewebe einen massiven Panzer darstellt und von einem elastischen epidermalen Wassergewebe nicht die Rede sein kann. Die Innenwände sind dann immer sehr dick. Auffallend sind die dicken Innenwände bei den *Trillium*-Arten (Taf. V, Fig. 44) und bei *Paris*, deren Seitenwände sehr dünn sind; an die dicken Innenwände schließt sich dann entweder eine Hypodermis oder ein mehrschichtiges Plattencollenchym.

Erwähnt sei hier die interessante Erscheinung der »sekundären Querwände«, die ich bei *Semele androgyna* (Taf. V, Fig. 41) und *Asparagus Sprengeri* beobachtet habe. Es handelt sich dabei um ein Ausspannen dünner Membranen zwischen den primären Wänden, an die diese sekundären Wände fast senkrecht ansetzen und untereinander nahezu parallel verlaufen. Die Erscheinung, die schon R. Schulze[1] beobachtet hat, tritt sehr schön dann hervor, wenn die primären Wände relativ dick sind, wie bei *Semele androgyna*. Die Wände bestehen immer aus reiner Cellulose, wenn auch die primären Wände in gleicher Höhe cutinisiert sind.

Nicht alle Epidermiszellen einer und derselben Pflanze sind gleich gebaut; abgesehen von Verschiedenheiten, die sich in dieser Hinsicht zwischen unteren und oberen Stengelteilen ergeben, auf die ich bei Besprechung der Spaltöffnungen kurz zu sprechen kommen werde, schalten sich in den Verband normaler Zellen andere ein, welche entweder vereinzelt oder in Gruppen auftreten und in Größe und Gestalt abweichen.

Die am Stengel auftretenden abweichend gebauten Epidermiszellen zerfallen in zwei Gruppen: 1. Solche, welche in Begleitung mit Kantenbildung auftreten, wobei das darunterliegende Parenchym gewuchert hat, oft collenchymatisch verdickt wurde usw., und 2. solche Zellen, die als unregelmäßige Veränderungen der Oberflächenbeschaffenheit bezeichnet werden müssen, die nicht in kontinuierlichen Längsreihen auftreten, wohl aber durch nachträgliche Anordnung der Buckel zu Längsriefen werden können.

Am schönsten tritt die Kantenbildung bei *Polygonatum officinale* auf (vgl. Abbildung 3, p. 31 [427], dessen kantiger Stengel ja auch ein Bestimmungsmerkmal abgibt. Taf. X, Fig. 115, zeigt den Querschnitt durch eine Stengelkante. Von dem aus dem Verbande des mechanischen Ringes heraustretenden Gefäßbündel zunächst abgesehen, liegt eine Wucherung des Parenchyms vor, dessen subepidermale Zellen einen Collenchymstrang darstellen. Darüber läuft die Epidermis, deren Zellen, von geringfügigen Änderungen der Dimensionen abgesehen, keinen abweichenden Bau zeigt. Ähnlich verhalten sich die Epidermiszellen in den Kanten der Stengel und Blütenstiele von *Asparagus officinalis, Disporum pullum, Luzuriaga radicans*. In anderen Fällen (*Asparagus maritimus, Danaë Laurus*) greifen in den Epidermiszellen der Kanten bei vollständiger Wahrung der Zellgestalt die Cuticularschichten nicht nur auf die Radial- sondern auch auf die Innenwände über, selbst dann, wenn dieselben normalerweise auf die Außenwände beschränkt waren. In vielen Fällen treten aber außerdem Unregelmäßigkeiten in der Gestalt der Epidermiszellen auf (so bei *Asparagus Sprengeri, Ruscus aculeatus* u. a.), bei denen die Kantenepidermiszellen höher sind und eine stärker gewellte Cuticula tragen. Anhangsweise möchte ich noch auf die Kanten

[1] R. Schulze, l. c., p. 295. Schulze erwähnt mit sekundären Querwänden auch die Schäfte von *Sansevieria, Liriopa* und *Ophiopogon japonicus*. Einen abweichenden Bau in der Epidermis von *Asparagus acutifolius* konnte ich nicht finden.

in den Blütenstielen von *Paris quadrifolia* (Taf. V, Fig. 51) hinweisen, die zum größten Teil nicht solid, sondern hohl sind, indem die vorgewölbten Epidermiszellen einen mit Luft erfüllten Hohlraum umspannen. Um die für *Paris* eigentümlichen Bildungen an der Epidermis des Stengels im Zusammenhang zu behandeln, möchte ich auf die gelegentlich beobachteten Abweichungen zu sprechen kommen, die die Bildung von Cuticularepithel[1] vortäuschen, es aber nicht sind. Die Epidermis setzt sich abwechselnd aus Zellen der ersten und solchen der zweiten Reihe zusammen, indem einfach hypodermale Zellen den Charakter von Epidermiszellen annehmen. Daß es aber abnorme Bildungen sind, dafür spricht die Cutinisierung, die auch die Innenwände ergreift, wo doch normalerweise *Paris* nur eine zarte Cuticula zukommt. Die betreffenden Zellwände sind meistens gebräunt. Viel schöner sind dagegen die ähnlichen Bildungen bei *Ruscus aculeatus,* die ohne weiteres als mehrschichtige Epidermis aufgefaßt werden können (Taf. V, Fig. 54). Die in den Verband der Epidermis aufgenommenen tieferliegenden Zellen stimmen in ihrer Gestalt vollständig mit den ursprünglichen Epidermiszellen überein. Die Cuticularschichten sind hier ja die normale Bildung. Spaltöffnungen, die in die kritische Zone fallen, werden unter dem Einflusse des Cutinisierungsprozesses vernichtet.

Bei *Paris quadrifolia* fand ich überdies, abgesehen von den früher erwähnten Bildungen, große Unregelmäßigkeit in der Zellgestalt (Tabelle V, Fig. 49): neben kleinen Zellen treten sehr große auf, die an Höhe die ersteren wohl um das Dreifache übertreffen und bisweilen tief in das zum Teil collenchymatische Rindenparenchym hinabsteigen.

Vereinzelte, buckelig aufgeworfene, besonders dickwandige Zellen finden sich bei *Asparagus Krausii, medeoloides,* ferner *Polygonatum verticillatum* und *Lapageria rosea.*[2] *Lapageria rosea* (Taf. V, Fig. 53) zeigt Gruppen von Zellen, deren Außenwände sehr mächtig und cutinisiert sind, über die sich die vielfach gewellte und gefaltete Cuticula legt. Im Längsschnitte sieht man deutlich, daß diese Zellen nicht Längsreihen darstellen, die am ganzen Stengel herunterlaufen, sondern auf sehr kurze Gruppen neben- und hintereinander geordneter Zellen beschränkt bleiben. Bei *Asparagus medeoloides* zeigt die Cuticula dieser Höckerzellen nur einige große Fetzen, die besonders in der Flächenansicht sehr deutlich werden.

Am auffallendsten sind jedoch diese Bildungen bei *Polygonatum verticillatum,* wo die betreffenden Zellen (Taf. V, Fig. 56) die übrigen Epidermiszeilen bis sechsmal an Höhe übertreffen. Betont sei, daß an dieser Bildung nicht die ganze Außenwand der betreffenden Zelle teilnimmt, sondern, wie Längs- (Taf. V, Fig. 47) und Flächenschnitte lehren, die Außenwand der Zellen sich plötzlich papillös zu dieser bedeutenden Höhe vorwölbt. Im Flächenbild gewinnt man den Eindruck, als säße auf den langgestreckten, schmalen Zellen je 1 Warze.

Bei *Asparagus Sprengeri, Luzuriaga* und *Semele androgyna* finden sich vereinzelte Zellen, die nur von Epidermiszellen begrenzt sind und sich keilförmig einschalten.

Auf nächstfolgender Seite seien für einige Pflanzen die Maße der Epidermiszellen in Mikromillimetern angegeben.

Die Spaltöffnungen. Der *Amaryllis*-Typus[3] kann für unsere Pflanzen als der herrschende bezeichnet werden. Seine wesentlichsten Eigenschaften sind folgende: Die Schließzellen besitzen zarte Rückenwände und starre, verdickte Bauchwände, lassen zwischen einander eine deutliche Differenzierung in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof erkennen und zeigen stets deutliche vordere und hintere Cuticularleisten. (Verschiedene Differenzierungen in den Höfen später!) Um die Spaltöffnungen funktionsfähig zu

---

[1] Vgl. Haberlandt, l. c., p. 113.

[2] Die Haare an den Blütenstielen von *Smilacina racemosa* werden bei den *Phyllomen* (Laubblätter, p. 45) besprochen.

[3] Vgl. H. C. Schellenberg, »Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen«. Bot. Zeitung 1896, p. 169 ff.
W. Benecke, »Die Nebenzellen der Spaltöffnungen«, Bot. Zeitung 1892, p. 520.
G. Haberlandt, l. c., p. 407.
O. Porsch, »Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie«, Jena 1905, p. 28 ff.

	Höhe ohne Außenwand	Höhe mit Außenwand	Länge	Breite
Asparagus medeloides	19 μ	24·4 μ	240—360 μ	36·6 μ
Kanten	61	68·5		
Danaë Laurus	29	40	48—170 μ	17—24 μ
Semele androgyna	14·5	20·8	24 μ	24 μ
Ruscus hypophyllum	24·4	32	118—146 μ	24—36 μ
Ruscus hypoglossum	29	40	ca. 48—61 μ	19—27
Ruscus aculeatus	27	38·5	48—120 μ	22—29
Kanten	44	63·5	72 μ	36·6 μ
Disporum pullum	32	40	150—320 μ	36·5—48 μ
Polygonatum verticillatum	12·2	19	122—170	15—19
Kanten	85	98		

machen, müssen die Außenwände der Nebenzellen Hautgelenke tragen. Die Innenwände sind meistens dünn genug, so daß Hautgelenke überflüssig sind. Mit Ausnahme von *Paris* und *Trillium* ist dieser Typus überall realisiert. Ich will mich in diesem Zusammenhange damit begnügen, einige markantere Fälle herauszugreifen und schließlich eine übersichtliche Tabelle folgen zu lassen. Die Variationen beziehen sich auf die Größenverhältnisse zwischen Schließzellen, Nebenzellen und den übrigen Epidermiszellen, die relativen Größenverhältnisse zwischen Länge, Breite und Höhe der Schließzellen, die Entwicklung der Cuticularleisten, die Verdickung der Bauchwände, Gestalt des Zellumens u. dgl. m.

Einen der häufigsten Fälle zeigt *Polygonatum multiflorum*. Die Schließzellen sind etwas kleiner als die Nebenzellen, aber annähernd gleich groß als die übrigen Epidermiszellen. Die Bauchwände zeigen unmittelbar an der Zentralspalte die dünnste Stelle. Äußere Hautgelenke deutlich entwickelt. Die Bauchwände, die hier relativ dünn sind, sind in anderen Fällen ziemlich dick (so bei *Asparagus medeoloides*), so daß das Lumen am Querschnitt dreieckig erscheint. Häufig sind die Schließzellen höchstens halb so hoch als die Nebenzellen und diese wieder größer als die übrigen Epidermiszellen.

Verschiedene weniger wichtige Abweichungen übergehend, möchte ich zunächst zwei *Asparagus*-Arten besprechen, deren Spaltöffnungen an eine xerophytische Lebensweise angepaßt sind. *Asparagus Krausii* wurde schon bei Besprechung der Epidermisaußenwände erwähnt. Die Spaltöffnungen, die häufig zu Zwillingen vereinigt vorkommen (Taf. V, Fig. 42), zeigen ungemein starke Verdickungsschichten, die jedoch nicht auf die Bauchwände beschränkt sind, sondern den inneren Teil der Bauch- und den äußeren Teil der Rückenwände umfassen, so daß das schmal spaltenförmige Lumen von außen schräg nach aufwärts steigt und die dünnste Stelle an der Bauchwand nach oben verschoben erscheint. Mit Rücksicht auf die teilweise Verdickung der Rückenwände, den völligen Mangel innerer Hautgelenke scheint die Funktionsfähigkeit des Apparates trotz der deutlichen äußeren Hautgelenke in Frage gestellt oder sind doch der Beweglichkeit sehr enge Grenzen gesetzt. Die inneren Cuticularleisten sind sehr schwach. Die Spaltöffnungen sind infolge der Mächtigkeit der Außenwände, die sogar eine kleine äußere Atemhöhle entstehen lassen, eingesenkt.

Eine ganz andere Anpassung an xerophytische Lebensweise zeigt *Asparagus plumosus* (Taf. V, Fig. 45), indem die Bauchwände weit hinein mächtig cutinisiert sind. Die Hautgelenke sind zwar undeutlich, aber die Rückenwände durchwegs dünn, so daß die Funktionsfähigkeit viel mehr als im vorhergehenden Falle gesichert ist. Der Vorhof ist in beiden Fällen winzig klein, oft überhaupt nur angedeutet. Auch der Hinterhof ist infolge der Kleinheit der Cuticularleisten undeutlich.

Am Schlusse seien noch die xerophytischen Typen der *Smilax*-Arten einer Betrachtung unterworfen. *Smilax aspera* (Taf. V, Fig. 46) und *S. sagittaefolia* haben durchwegs Spaltöffnungen, deren Schließzellen um ein Bedeutendes größer sind als die gewöhnlichen Epidermiszellen. Da die Stomata nicht über das Niveau der Epidermis hervorragen, müssen sie eingesenkt sein. Diese Einsenkung, die besonders schön bei *S. aspera* beobachtet werden kann, wird hervorgerufen durch Nebenzellen, die tief unter das Niveau der Innenwände der Epidermiszellen hinabsteigen. Die Nebenzellen sind 2—3 mal so hoch als die anderen Epidermiszellen; die xerophytische Anpassung kommt hauptsächlich dadurch zur Geltung, daß die Außenwände der Nebenzellen die zarteren Schließzellen wie ein mächtiges Gewölbe überdachen. (Über den Bau der Nebenzellen siehe weiter unten.)

Die Spaltöffnungen der *Ruscus*-Arten, *Semele* und *Danaë* zeigen teils am Stengel, deutlicher aber an den Phyllokladien (siehe p. 43 [439]) eine zuerst von H. v. Guttenberg[1] beobachtete Teilung des Vorhofes durch eigentümliche Cuticularleisten, die den äußeren normalen Leisten ähnlich, doch wesentlich kleiner sind und oft kaum mehr nachgewiesen werden können, in zwei Etagen. Indem ich auf die Fig. 40 und 48, Taf. V, verweise, möchte ich, um den Zusammenhang zwischen den Tatsachen nicht zu zerreißen, in der Hinsicht Stengel und Phyllokladium (siehe p. 43 [439]) gemeinsam besprechen. Am schönsten findet sich diese Bildung bei *Ruscus aculeatus* an dem Phyllokladium, am Stengel entsprechend undeutlicher. Bei *R. hypoglossum, hypophyllum* und *Danaë Laurus* kommen diese zweiten Hörnchen in einigen Spaltöffnungen vor, in anderen fehlen sie. Bei *Semele androgyna* scheinen diese Bildungen konstant, aber sehr schwach entwickelt aufzutreten. Auf eine analoge Erscheinung werde ich bei den Schäften von *Rohdea japonica* (p. 36 [432]) zurückkommen.

Hinsichtlich des Baues der Schließzellen möchte ich noch gewisse Verschiedenheiten erwähnen, die die Spaltöffnungen einer und derselben Pflanze zeigen, je nachdem, ob sie hoch oben oder tief unten am Stengel auftreten. Als Beispiel diene *Smilacina racemosa.* Die Epidermiszellen am unteren Stengel zeigen eine einfache Cuticula, aber sehr starke Cellulosewände und auch das angrenzende Rindenparenchym ist von ähnlichem Bau. Im Gegensatze dazu sind alle Wände am Stengel höher oben dünn. Das gleiche gilt auch für die Schließzellen, deren Wände, namentlich Bauchwände, entsprechend dünner sind.

Die Nebenzellen sind in der Mehrzahl der Fälle gegeben durch das Hautgelenk und die bedeutende Höhe. Die Flächenbilder lehren jedoch, daß sich die Neben- von den übrigen Epidermiszellen gestaltlich gar nicht unterscheiden. In manchen Fällen ragen die Rückenwände der Schließzellen gegen die Nebenzellen bauchig vor, so daß es manchmal zur Verwachsung der Rückenwand der Schließzelle mit der Längswand der Epidermiszelle kommt (*Luzuriaga radicans*); in anderen Fällen ist die Vorwölbung ganz unbedeutend. Einen sehr bemerkenswerten und phylogenetisch wertvollen Unterschied zeigen in dieser Hinsicht die *Smilax*-Arten (Taf. V, Fig. 52 für *Smilax aspera*): Die Schließzellen scheinen zwischen vier Nebenzellen aufgehängt, von denen die beiden seitlichen das Hautgelenk bilden, die zwei andern sich aber hauptsächlich durch die relativ dünnen Radialwände sofort von den übrigen Epidermiszellen unterscheiden. Diese sechs Zellen (die Schließzellen mitgerechnet) bilden einen sehr regelmäßigen, markanten Komplex, durch dessen Vorhandensein auch die übrigen benachbarten Epidermiszellen hinsichlich der Gestalt und der Dicke der Radialwände bis zu einem gewissen Grade beeinflußt werden. Bei anderen *Smilax*-Arten sind die Bilder nicht so regelmäßig, die Zahl der Nebenzellen ist etwas variabel usw. Dieses Verhalten ist in phylogenetischer Hinsicht von großer Wichtigkeit, als wir darin die Andeutung einer Entwicklung vor uns haben, die beim Gramineentypus in verschiedenen Abstufungen verwirklicht ist. Es deutet diese Tatsache aus dem Bereiche der Liliifloren hinaus, vielleicht auf Beziehungen zu den Cyperales. In dieser Hinsicht stehen die *Smilax*-Arten isoliert, wohl kommen zum Beispiel bei *Lapageria* kürzere Zellen als Nebenzellen vor, nirgends aber tritt dieses Verhalten zutage.

---

[1] H. v. Guttenberg, »Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora«, Botan. Jahrbücher für Systematik, 38, p. 383.

Hinsichtlich der Größe der Schließzellen in bezug auf die übrigen Zellen, weiterer Ausbildung der Höfe, Spezialisierung von Nebenzellen, lassen sich die bisher besprochenen Pflanzen, die sämtlich dem *Amaryllis*-Typus angehören, übersichtlich gruppieren.

I. Schließzellen halb so groß als die Nebenzellen, diese größer als die Epipermiszellen	*Asparagus officinalis, Sprengeri, tenuifolius, maritimus, acutifolius; Majanthemum bifolium; Luzuriaga radicans.*
Zwischentypen:	*Smilacina racemosa; Polygonatum officinale.*
II. Schließzellen, Epidermiszellen annähernd gleich groß	*Asparagus plumosus,*[1] *medeoloides, Krausii;*[1] *Disporum pullum; Polygonatum multiflorum; Lapageria rosea.*
III. Rudimentäre Leisten im Vorhof, sonst wie I. oder II. Lumen im Querschnitt meist abgerundet	*Danaë Laurus; Semele androgyna; Ruscus aculeatus, hypoglossum, hypophyllum.*
IV. Schließzellen größer als die Epidermiszellen und tief eingesenkt. Nebenzellen sehr groß und auch in der Fläche sehr deutlich differenziert	*Smilax syphilitica, aspera,*[1] *sagittaefolia.*[1]

Eine Sonderstellung nehmen die Arten von *Trillium* und *Paris* ein (dazu Fig. 55, Taf. V). Von einem *Amaryllis*-Typus ist hier überhaupt keine Spur. Die Schließzellen haben verdickte Bauchwände, zarte, gegen die übrigen Epidermiszellen gar nicht vorspringende Rückenwände und ein besonders bei *Trillium recurvatum* deutliches Hautgelenk in der Außenwand der Schließzellen. Zentralspalte, Vor- und Hinterhof deutlich entwickelt, ebenso sind Cuticularleisten vorhanden. Die Nebenzellen, die beim *Amaryllis*-Typus wenigstens durch das Hautgelenk gegeben waren, fehlen vollständig; die anschließenden Epidermiszellen unterscheiden sich von gewöhnlichen Epidermiszellen in gar nichts. In der Flächenansicht sind die Schließzellen sehr einfach, häufig dreimal so lang als breit und ragen kaum oder gar nicht mit ihren Rückenwänden vor.

Von einem bestimmten, vielleicht neuen Typus zu sprechen, ist verfrüht, so lange nicht der Mechanismus, wofern die Spaltöffnungen überhaupt funktionsfähig sind, experimentell festgelegt ist.

Funktionslose, rückgebildete Spaltöffnungen finden sich an Stengeln ziemlich verbreitet. Die Schließzellen werden auf irgend eine Weise funktionsunfähig gemacht. Die Zahl der Spaltöffnungen am Stengel ist bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden; gar keine Stomata hat der Blütenstiel von *Aspidistra elatior.*

Am Schlusse möchte ich noch die Maße für die Schließzellen einiger Species anführen, aus denen sich eine große Variabilität erkennen läßt.

	Höhe (zwischen den Cuticularleisten)	Breite (im geschlossenen Zustande)	Länge	Absolute Höhe der	
				Nebenzellen	Epidermiszellen
Smilax aspera	32 μ	17 μ	44 μ	36—43 μ	18—24 μ
Paris quadrifolia	36·5	17	96		
Trillium recurvatum	36·5	22	51		

[1] Xerophytische Anpassung.

	Höhe (zwischen den Cuticularleisten)	Breite (im geschlossenen Zustande)	Länge	Absolute Höhe der	
				Nebenzellen	Epidermiszellen
Polygonatum verticillatum . . .	36 μ	17 μ	49 μ		
Disporum pullum	34	29	73		
Ruscus aculeatus	34	22	48·5		
Ruscus hypophyllum	36	21	44	—	—
Ruscus hypoglossum	34	19	49		
Semele androgyna	29	19	39		
Danaë Laurus	27	17	34		
Asparagus medeoloides	19	14·5	41		

Das Grundgewebe.

Das Grundgewebe, das den Stengel erfüllt und in das die Mestomstränge eingebettet sind, zerfällt in den meisten Fällen in zwei scharf geschiedene Teile, die Rinde und das Mark, an deren Grenze ein mechanischer Ring auftritt, dessen Zellen gegen die Rinde scharf abgegrenzt sind, in das Mark jedoch vielfach allmählich übergehen. Die Gefäßbündel verlaufen vorwiegend innerhalb des mechanischen Ringes, doch kommen in manchen Fällen solche auch in der Rinde vor, so bei den *Asparagus*- und *Ruscus*-Arten und bei *Polygonatum officinale.*

Die Rinde besteht, allgemein gesprochen, aus parenchymatischen Zellen, zwischen welche sich Intercellulargänge einschalten. Da der Stengel sekundär berufen ist, die Blätter in der Kohlensäureassimilation zu unterstützen, so finden wir in allen Stengeln größere oder kleinere Mengen von Chlorophyll. Den höchsten Grad der Entwicklung eines Assimilationsgewebes im Stengel zeigen die phyllokladientragenden Asparagoideen, und zwar verhalten sich in dieser Hinsicht *Asparagus* und die drei anderen Genera verschieden. Bei *Asparagus* (*A. officinalis*) besteht das Rindenparenchym im unteren Stengel aus im Querschnitt kreisrunden-polygonalen, parenchymatisch gestreckten, chlorophyllarmen Zellen. Kommen wir jedoch in dünnere Zweige, so tritt ein deutliches, ein- bis zweischichtiges Palisadengewebe auf (Taf. VI, Fig. 66), dessen Zellen senkrecht zur Oberfläche gestreckt sind und reichlich Chlorophyll enthalten. Die folgende Zellschicht zeigt diese Eigenschaften weniger deutlich und unmittelbar über dem mechanischen Ringe liegt eine Schichte farbloser Zellen, die als Leitparenchym aufgefaßt wird. Bei allen *Asparagus*-Arten ist dieser Typus mit einem größeren oder geringeren Grade von Vollkommenheit verwirklicht. (15) *Danaë*, *Semele* und die *Ruscus*-Arten zeigen einen wesentlich anderen Bau. In der Rinde von *Ruscus hypoglossum* (Taf. VI, Fig. 63) finden wir folgenden Bau: Unmittelbar unter der Epidermis liegen 2—3 Lagen annähernd isodiametrischer oder etwas im Sinne der Längsrichtung des Stengels gestreckter chlorophyllreicher Zellen, die allgemein als Assimilationsparenchym bezeichnet werden können. Mit dem Vordringen in die Tiefe nimmt jedoch der Chlorophyllgehalt nicht allmählich wie bei *Asparagus* ab, sondern Bänder von Assimilationsparenchymzellen dringen gegen den Zentralzylinder vor, während dazwischen wasserklare, großlumige Zellen eingeschaltet werden, die jedenfalls in erster Linie ein Wassergewebe darstellen, zumal die Epidermis als peripherer Wassermantel kaum in Betracht kommt. Eine kontinuielicrhe Parenchymscheide fehlt, ja vielfach führen die innersten Zellen des Rindenparenchyms reichlich Chlorophyll. Ein reiches Netz von Intercellulargängen sorgt für eine ausgiebige Durchlüftung.

Für alle Polygonateen und Convallarieen gilt der in der Einleitung skizzierte Bau. In diesem Zusammenhange soll nur noch der collenchymatische Bau der subepidermalen Zellen besprochen werden. *Smilacina racemosa* besitzt nur in den unteren Stengelpartien dickwandiges Assimilationsparenchym, während dasselbe weiter oben dünnwandig wird. *Polygonatum officinale* bildet Collenchym nur in den

Kanten (vgl. Taf. X, Fig. 115). Die Rinde von *Polygonatum verticillatum* ist durchwegs collenchymatisch und großenteils cutinisiert. *Polygonatum multiflorum* verhält sich entgegengesetzt wie *Smilacina*. Das Collenchym tritt erst weiter oben auf. Anschließend daran möchte ich das Rindengewebe der Luzuriagoideen und Smilacoideen besprechen: Gegenüber den früher besprochenen Fällen tritt hier bei einigen Vertretern beider Unterfamilien eine konstante Verholzung der Rinde auf (*Lapageria, Smilax aspera, sagittaefolia*). Die parenchymatischen Zellen von zum Beispiel *Sm. sagittaefolia* (Taf. VI, Fig 59) sind dickwandig, grob getüpfelt und durchwegs verholzt. Für alle *Smilax*-Arten ist außerdem die Entwicklung einer mächtigen, einschichtigen Hypodermis charakteristisch (*Smilax syphilitica*), deren verholzte Verdickungsschichten sehr stark sind. Den höchsten Grad dieser Ausbildung zeigen die Kanten von *Smilax sagittaefolia*, in denen auch die Epidermiszellen die weitestgehende xerophytische Anpassung zeigen. Raphidenzellen kommen der Rinde fast aller Species zu. Gegenüber den bisher besprochenen Fällen, bei denen die Rinde scharf durch einen mechanischen Ring abgegrenzt wird, geht das Rindenparenchym der von mir untersuchten Parideen und Aspidistrinen allmählich in das anatomisch nicht anders gebaute Markparenchym über. Bei keiner Pflanzengruppe ist das Grundgewebe von einem so mächtigen Durchlüftungssystem beherrscht als bei den Parideen (Taf. VI, Fig. 64). Im Querschnitte reihen sich die Parenchymzellen rosenkranzartig zu einem zierlichen Netzwerk aneinander und lassen zwischen einander mächtige Hohlräume frei. Die parenchymatischen Zellen sind ungefähr dreimal so lang als breit und zeigen Kerbungen in den tagentialen und radialen Längswänden. Das subepidermale Gewebe zeigt eine an *Smilax* erinnernde Hypodermisbildung nur bei *Trillium sessile* (Taf. VI, Fig. 61), die einschichtig, eine kurze Strecke sogar zweischichtig wird und auf die unterste Stengelregion (im Bereiche der Niederblätter) beschränkt ist. Weiter oben tritt ein mehrschichtiges Collenchym an ihre Stelle. Bei *Paris* und *Trillium recurvatum* scheint eine solche Hypodermis zu fehlen. Die Collenchymbildung ist im Anschluß an die Hypodermis bedeutend, wird acropetal schwächer und nimmt (bei *Paris*) unmittelbar unter den Blättern wieder an Stärke zu. Es handelt sich um ein typisches Plattencollenchym (Taf. V, Fig. 44), das im Anschluß an die Innenwände der Epidermis am stärksten ist. Die Wandverdickungen, die hauptsächlich an den periklinen Wänden auftreten, sind besonders an den Intercellularräumen stark. Auf Flächenschnitten durch die subepidermalen Collenchymzellen, die im Querschnitt lückenlos aneinanderzustoßen scheinen, zeigen sich zahlreiche, zur Epidermis senkrecht laufende Intercellulargänge, an denen die Zellwände ebenfalls dicker sind; *Aspidistra* schließt sich im Mangel eines mechanischen Ringes *Paris* und *Trillium* an, doch fehlen fast alle collenchymatischen Bildungen.

An Inhaltskörpern treten neben Raphiden insbesondere auch Stärkekörner auf, so besonders reichlich bei den *Smilax*-Arten, auf deren Bau schon bei den unterirdischen Caulomen näher eingegangen wurde.

Im Anschluß an die Betrachtung der Rinde möchte ich die Stachelbildungen der *Smilax*-Arten, die sich an Stengeln und Blättern vorfinden, besprechen. Die Stacheln sind Emergenzen, an deren Bildung die Epidermis und das darunterliegende Rindenparenchym beteiligt sind. Die Epidermiszellen zeigen in den Stacheln einen sehr derben Bau, sind durchwegs cutinisiert und umschließen einen Konus von Sklereiden, die gegen die Spitze zu immer kleinere Lumina und häufig gebräunte Wände zeigen. Im Gegensatze zur Rinde zeigen die Stacheln bisweilen Raphidenschläuche von abweichender Gestalt (Taf. VI, Fig. 58, *Sm. aspera*).

Mitten in das sklerenchymatische Gewebe, dessen innerste Zellen fast senkrecht auf den längslaufenden Rindenparenchymzellen aufsitzen, eingebettet liegen große, unregelmäßige Zellen mit stark verholzten und getüpfelten Wänden, die Raphidenbündel führen.

Der mechanische Ring besteht in der Mehrzahl der Fälle aus echten Bastfasern, deren Mittellamellen im allgemeinen stark, die Verdickungsschichten schwach verholzt sind. Die typischen Bastfasern sind durchwegs von bedeutender Länge, sie zeigen die charakteristischen, schmalen, schräg gestellten Tüpfel und sind häufig durch zarte Querwände gefächert. Die Fächerung, auf die manche Autoren großes

Gewicht [1] legen, findet sich bei den meisten *Asparagus*-Arten, *Danaë, Semele, Ruscus, Polygonatum* (zum Teil), Dracaenen [2] und *Sansevieria.* [2]

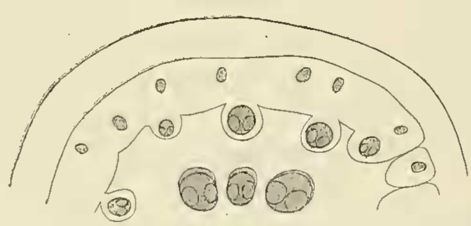
Wesentlicher ist für uns die Frage nach der Abgrenzung des Bastes gegen die anschließenden Gewebe: Für alle *Asparagus*-Arten gilt die Tatsache, daß der Bastring gegen die Rinde scharf abgegrenzt ist, daß sich seine prosenchymatischen Elemente unmittelbar an die relativ kurzen Rindenparenchymzellen anschließen. Gegen das Mark hin verfolgt, verlieren jedoch die aufeinander folgenden Zellschichten allmählich ihre prosenchymatische Gestalt, statt der schrägen, schmalen Tüpfel treten runde oder elliptische quergestellte Tüpfel auf, kurz, der Übergang in das Mark ist ein allmählicher.

Schon Falkenberg [3] hat ausführlich auseinandergesetzt, daß solche Bastfasern zum Grundgewebe gerechnet werden müssen, ebensogut wie die entsprechend gebauten mechanischen Scheiden um die einzelnen Mestomstränge. Die Entwicklungsgeschichte, die namentlich G. Haberlandt [4] für die *Lilium*- und *Allium*-Arten [5] klargelegt hat, spricht in den Fällen, wo es sich um eine geschlossene Kette von Übergangstypen handelt, für die Entstehung des Stereoms aus dem Grundparenchym. Mitbeweisend sind unter anderem die zahlreichen Intercellulargänge, die sich mitten in den Komplex mechanischer Zellen einschalten.

Im Gegensatze dazu hat Haberlandt (l. c., p. 29) die Entwicklungsgeschichte des Stereoms für *Convallaria verticillata* (= *Palygonatum verticillatum*) untersucht und seine Entstehung aus einem echten Cambiumring nachgewiesen. Tatsächlich sind die Bastringe der Polygonateen durchwegs diskrete Bildungen: die Grenze nach innen ist, wenn auch manchmal nicht so scharf wie gegen die Rinde, doch immer deutlich zu ziehen. Ob wir berechtigt sind, auf Grund dieses Merkmales den Asparageen eine Sonderstellung anzuweisen, ist immerhin zweifelhaft, da zum Beispiel die *Ruscus*-Arten eine intermediäre Stellung einnehmen und wir aus der Anatomie der fertigen Pflanze keine Schlüsse auf die Entwicklungsgeschichte ihres Stereoms ziehen können. Die Luzuriagoideen schließen sich in dieser Hinsicht den Polygonateen an.

Einer gesonderten Besprechung bedürfen die Arten der Gattung *Smilax*. Während bei allen übrigen Formen ein mechanischer Ring, mochte er sich nun so oder so entwickelt haben, in toto entsteht, haben wir bei den *Smilax*-Arten keinen geschlossenen mechanischen Ring vor uns, worauf ich schon bei Besprechung der unterirdischen Caulome (p. 21 [417]) aufmerksam gemacht habe. Ein Querschnitt durch die genannte Region lehrt, daß der mechanische Ring sich aus einzelnen Bastschienen zusammensetzt, die entweder unabhängig von Gefäßbündeln oder in Verbindung mit solchen auftreten und mit Rücksicht auf ihre scharfe Abgrenzung echtem Cambium ihre Entstehung verdanken dürften. Zwischen denselben bleiben Streifen von parenchymatischem Grundgewebe, dessen Zellen allerdings später verholzen und die Kontinuität des Ringes nachträglich herstellen. Auch in hoch oben am Stengel geführten Querschnitten, wo

Fig. 1.



die Bastschienen größtenteils schon zu einem einheitlichen Ring zusammengeflossen sind, läßt sich zuweilen noch die getrennte Entstehung nachweisen (vgl. Textfig. 1). ([16])

[1] R. Schulze, l. c., führt auch im systematischen Teile die Fächerung jedesmal an.

[2] Nach Schulze.

[3] Falkenberg, l. c., p. 135 und 139.

[4] G. Haberlandt, »Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystemes«, Leipzig 1879, p. 34.

[5] Bezüglich der Anatomie vgl. J. Menz, l. c., p. 13.

Verteilung der Gefäßbündel in bezug auf den mechanischen Ring.

Die Verteilung und Anordnung der Gefäßbündel am Querschnitt steht in innigem Zusammenhange damit, ob ein mechanischer Ring vorhanden ist oder nicht. Fehlt derselbe, so nehmen die Gefäßbündel nahezu den ganzen Querschnitt ein, so zwar, daß zu äußerst die kleinsten, zu innerst die größten Mestomstränge liegen (Textfig. 2*a*). Eine regelmäßige Anordnung der Gefäßbündel ist bei *Trillium sessile* und *recurvatum* nicht zu erkennen. *Paris quadrifolia* dagegen (Textfig. 2*b*) zeigt die Gefäßbündel in drei

Fig. 2*a*.

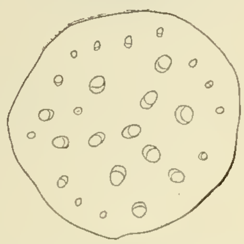
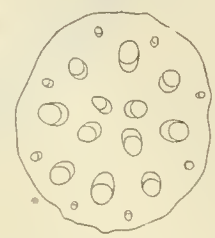


Fig. 2 *b*.



Kreisen angeordnet; zu äußerst 8 kleine, dann alternierend damit 8 große und jedem zweiten derselben annähernd opponiert, zu innerst 4 weitere Gefäßbündel.

Diese Verteilung ist bei *Paris* immer konstant und steht zur Vierzahl der Blätter in Beziehung (vgl. p. 49 [445]). Bei *Aspidistra* ist der von den Gefäßbündeln gebildete Zentralzylinder von relativ geringerem Durchmesser. In allen anderen Stengeln ist ein Bastring vorhanden. Für die meisten Polygonateen ist nun charakteristisch, daß die Gefäßbündel sich an die Innenseite des Ringes anlehnen, teilweise in denselben eingebettet sind und das ganze Mark in annähernd gleichmäßiger Verteilung erfüllen (Palmentypus). Nur in einem Falle, bei *Polygonatum officinale*, treten größere Bündel in die Rinde hinaus (Textfig. 3), die dann entweder durch Bastzellen mit dem mechanischen Ring in Verbindung bleiben (Taf. X, Fig. 115) oder jeden Zusammenhang verlieren. Über die Bedeutung dieser Stränge als stammeigene Bündel siehe Gefäßbündelverlauf, p. 35 [431]; für die *Ruscus*-Arten gilt eine ähnliche Erscheinung (Textfig. 4). Über die

Fig. 3.

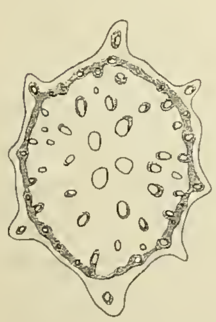
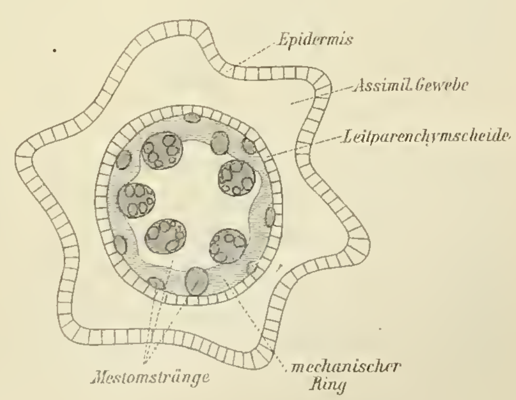


Fig. 4.



Fig. 5.



Bedeutung dieser und der bei allen *Asparagus*-Arten zu beobachtenden, sich außen an den mechanischen Ring anlegenden Cambiformstränge vgl. ebenfalls Gefäßbündelverlauf.

Weiters sei erwähnt, daß bei den *Smilax*-Arten rindenständige Gefäßbündel nur an den untersten Caulomgliedern auftreten. An den fast vierkantigen Stengeln von *Smilax sagittaefolia* (Textfig. 6) treten größere Bündel gegen die Kanten vor, ohne aus dem mechanischen Ringe auszuscheiden. In den obersten

Zweigen werden die Zentralzylinder bündelarm und umschließen nur mehr einen Kreis von Gefäßbündeln (Textfig. 7, *Smilax sagittaefolia*).

Fig. 6.

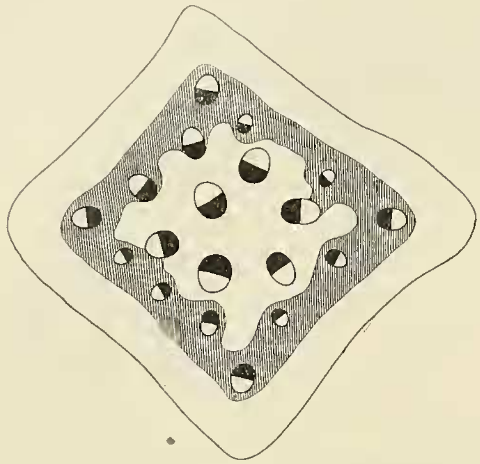
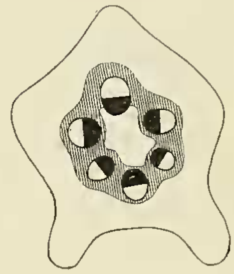


Fig. 7.



Nehmen wir S. Schwendener's[1] Einteilung zur Grundlage, so gehören die *Smilax*-Arten seinem sechsten System an, während alle übrigen Genera und Species seinem siebenten System einzuordnen sind und sich auf die einzelnen Spezialfälle verteilen.

Bau der Gefäßbündel.

Der Bau der Gefäßbündel bietet so weitgehende Verschiedenheiten,[2] daß es vorteilhaft erscheint, an der Hand der systematischen Einteilung die einzelnen Typen gesondert zu besprechen.

Alle *Asparagus*-Arten[3] zeigen Mestomstränge von sehr charakteristischem Querschnitte (Taf. VI, Fig. 57, *Asparagus officinalis*): Das Hadrom umschließt das Leptom in Form zweier V-förmig zusammentretender Schenkel, so daß letzteres dazwischen eingebettet ist. Die größten Gefäße (Tüpfelgefäße) treten an den divergierenden Enden der beiden Schenkel auf, wärend am Zusammentritt der beiden Schenkel die kleinsten (Treppen-, Netz-, Schrauben- und Ring-) Gefäße, beziehungsweise Tracheiden liegen. Die Leptomelemente sind im Winkel am größten (auffallend große Siebröhren und kleine Geleitzellen) und werden nach außen hin immer kleiner, wo wir zerdrückte Cribralprimanen in Verbindung mit Collenchymbildungen finden, die für die *Asparagus*-Arten, aber auch für die Vertreter anderer Unterfamilien sehr charakteristisch sind. Das größte Interesse müssen wir jedoch der Entwicklung und dem weiteren Schicksal der größten, zu äußerst gelegenen Gefäße entgegenbringen.

H. Molisch[4] führt an, bei jungen Stengeln von *Asp. officinalis* große, weite Schlauchzellen gefunden zu haben, die seitlich vom Phloem auftreten; die Holzreaktion ergab jedesmal eine scharfe Unterscheidung der Elemente des Holzkörpers von den großen Schlauchzellen. »An jedem Gefäßbündel sind auf dem Querschnitte meistens 2, seltener 3 oder mehr Schlauchzellen angelagert. Die weiten, langen Schlauchzellen stoßen mit schiefstehenden, zarten Querwänden aneinander. Jede besitzt einen riesigen Kern.« . . . . . . »Untersucht man ausgewachsene Stengel vom Spargel, so findet man an Stelle der beschriebenen Schlauchzellen Holzgefäße, daß heißt, die Schlauchzellen sind nichts anderes als die jungen

---

[1] S. Schwendener, »Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotyledonen«, Leipzig 1874, p. 75.

[2] Schon Schulze, l. c., hat auf die große Mannigfaltigkeit hingewiesen, sich aber mit den Bündeln im Stengel nur flüchtig beschäftigt.

[3] Die Arbeit von E. Scholz [Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Asparagus officinalis* (Sonderabdruck aus der Festschrift zum 50. Jahresberichte der Schottenfelder k. k. Staats-Realschule im VII. Bezirk in Wien)] lasse ich unberücksichtigt, weil sie anatomisch nichts Wertvolles bietet.

[4] H. Molisch, »Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen.«, Jena 1901, p. 15.

Gefäßzellen, die sich relativ spät zu Holzgefäßen formieren. In Übereinstimmung damit steht, daß die älteren Stengel unmittelbar nach Verwundung auch keinen Safttropfen mehr liefern............«. Diese Beobachtung findet in der anatomischen Betrachtung anderer *Asparagus*-Arten eine wertvolle Bestätigung und Erweiterung. Betrachten wir zunächst die Gefäßbündel von *Asparagus acutifolius* und *A. Sprengeri*. Während Schnitte durch den unteren Stengel dieselben Bilder geben wie bei *A. officinalis*, treten in den dünneren Zweigen daneben auch solche auf, wie sie aus Fig. 60, Taf. VII hervorgehen: Statt der großen Gefäße treten bedeutende Intercellulargänge auf. In anderen Fällen verschwinden auch diese und wir haben scheinbar einen ganz anderen Gefäßbündeltypus vor uns. Bei *A. Sprengeri* tritt übrigens noch eine andere Modifikation auf: Die Gefäße der einen Seite sind mit Ausnahme der kleinsten verschwunden, die der andern Seite dagegen sämtlich erhalten geblieben. Das nunmehr direkt an das Leptom anschließende Parenchym hat seine Wände verdickt (Taf. VI, Fig. 65).

Wie sind diese Tatsachen mit den Angaben von Molisch in Einklang zu bringen? Der Umstand, daß die Gefäßbildung oder, besser gesagt, die Umwandlung der Schlauchzellen in Gefäße nur in den älteren Stengelteilen erfolgt, spricht zunächst dafür, daß dieselbe relativ spät erfolgt, in einem Stadium, wo die Ansprüche an die Wasserleitung bereits bedeutend höher geworden sind. Die Figuren 60 und 65 (Taf. VI) lehren aber auch, daß die Umbildung nur unter bestimmten physiologischen Bedingungen erfolgt, daß sie dagegen unter gewissen Umständen unterbleibt, daß die Schlauchzellen, nachdem ihre Funktion weggefallen ist, zugrunde gehen und an ihrer Stelle sich die Intercellulargänge wenigstens eine Strecke weit erhalten. Viel schwerer ist es allerdings, in die Motive Einblick zu nehmen, die zu einseitigen Rückbildungen geführt haben. Abweichungen vom echten *Asparagus*-Typus zeigt *Asparagus Krausii*, dessen Leptom überhaupt nicht seitlich von Gefäßen umschlossen wird, bei dem vielmehr das Hadrom aus sehr wenigen in einer Geraden angeordneten Gefäßen, beziehungsweise Tracheiden besteht. Die Zahl der großen Gefäße ist auf zwei reduziert.

Für *Danaë Laurus* und *Semele androgyna* ist ein Typus gegeben, der mit dem von *Asparagus* nichts zu tun hat. Die Gefäße sind hier nicht regelmäßig oder symmetrisch angeordnet, sondern liegen zwischen verholztem Hadromparenchym zerstreut. Das Leptom, das sich teilweise zwischen die beiden offenen Enden der Hadromäste hineinschiebt, zeigt bedeutende Veränderungen: Es ist, obwohl seine Wände nicht erheblich verdickt sind, durchgehends verholzt. In Taf. VII, Fig. 70, die sich auf *Danaë* bezieht, ist der Grad der Verholzung durch die Schattierung zum Ausdrucke gebracht. Daraus ergibt sich, daß der Kern des Leptoms am stärksten verholzt ist, daß die anschließenden Leptomelemente schwächer oder gar nicht verholzt sind und sich an diese sofort wieder verholzte Parenchymzellen schließen, die an der Leptomseite von einer Bastschiene begleitet sind. Zweifellos steht fest, daß hier zum großen Teile Elemente des Leptoms selbst, Siebröhren und Geleitzellen, dem Verholzungsprozeß unterworfen werden, eine Tatsache, an deren Möglichkeit bisher noch immer gezweifelt wurde.[1]

Die *Ruscus*-Arten zeigen im Vergleiche zu den bisher besprochenen Asparageen wieder einen ganz anderen Gefäßbündelbau (Taf. VII, Fig. 67). Das Hadrom, das im ganzen betrachtet einen annähernd elliptischen Zylinder darstellt, besteht aus zahlreichen, ziemlich gleich großen Gefäßen, beziehungsweise Tracheiden der verschiedenen Typen. Die ganze Masse von Leitelementen wird in der Symmetrieebene von verholzten Hadromparenchymzellen auseinandergedrängt, so daß auch hier zwei Schenkel entstehen, an deren Verbindungsbrücke die kleinsten Wasserleitungsröhren liegen. Über dem Hadrom, dasselbe seitlich teilweise umgreifend, liegt das Leptom, dessen zahlreiche, kleine, bisweilen deutlich in radiären Reihen angeordnete Zellen weder Collenchymbildungen noch Verholzung zeigen. Hauptsächlich das Leptom, in schwächerer Ausbildung auch das Hadrom sind von einer mechanischen Scheide umgeben, deren Zellen nur am Leptom teilweise wenigstens echte Bastzellen sind.

---

1 Vgl. L. Kny, »Über einige Abweichungen im Bau des Leitbündels der Monokotyledonen«. Sonderabdruck aus den Verhandlungen des bot. Vereines der Provinz Brandenburg, Jhrg. 1881, p. 103.

Die Polygonateen erinnern wieder mehr an den *Asparagus*-Typus. Bei *Polygonatum multiflorum* sind die Hadromelemente mehr oder weniger regelmäßig V-förmig angeordnet. Darüber liegt das Leptom, dessen äußere Begrenzung durch eine mächtige Collenchymplatte über den Cribralprimanen gegeben ist. An das Hadrom schließt sich centripetal ein kleinzelliges parenchymatisches Gewebe an, das nicht verholzt ist.

Die collenchymatische Ausbildung im Leptom erreicht ihren Höhepunkt bei der Parideengattung: *Paris* (Taf. VII, Fig. 68, zeigt die rechte Hälfte eines Gefäßbündelquerschnittes).[1] Das ganze Zentrum des Leptomzylinders ist zu einer mächtigen Collenchymplatte geworden, die jedoch nachträglich im Innern aufgelöst und zerklüftet erscheint. In manchen Fällen kann man deutlich beobachten, daß Parenchymzellen eingewandert und collenchymatisch verändert worden sind. Von diesem zentralen Collenchym strahlen durch das ganze Leptom, das im übrigen zart und kleinzellig ist, Collenchymbildungen aus. Auch das Hadrom zeigt bei *Paris* einige Eigentümlichkeiten: Die Gefäße sind in mehreren Reihen, zwischen die sich plasmareiche Parenchymzellen einschalten, in weitem Bogen um den Leptomzylinder gelegt (was bei *Trillium* im allgemeinen nicht der Fall ist). Diese Umscheidung geht in vereinzelten Fällen so weit, daß konzentrische Bündel mit exzentrischem Leptom vorliegen, die also einen Übergangstypus von den echt konzentrischen zu den kollateralen Bündeln darstellen.

Die *Luzuriagoideae* und *Smilacoideae* erinnern durch die großen Gefäße teilweise an die *Asparagus*-Arten, besonders an *Asparagus Krausii*. Bei *Smilax aspera* sind die beiden großen Gefäße von einem Durchmesser von zirka 122 μ und von einem sehr regelmäßigen, einschichtigen Leitparenchym umgeben. Auch die Siebröhren sind teilweise sehr groß.

Das Markparenchym zu besprechen, bedarf nur noch weniger ergänzender Bemerkungen zu früheren Kapiteln. Bei den Asparageen greift die Verholzung verschieden weit gegen das Zentrum vor; bei *Asparagus plumosus* und *Sprengeri* speziell ist der ganze Zentralzylinder wenigstens in den unteren Stengelteilen, wie auch bei den Luzuriagoideen und Smilacoideen intensiv verholzt. Die untersuchten *Smilax*-Arten führten im Mark durchwegs reichlich Stärke. In allen übrigen Fällen bleiben die Elemente des Markes dünnwandig und zeigen reichliche Intercellulargänge, die, wie schon oben erwähnt, bei den *Paris*- und *Trillium*-Arten die weitestgehende Entwicklung erfahren. Was die Differenzierung des Grundgewebes zu mechanischen, die Bündel umscheidenden Zellen anbelangt, so kann hier ganz allgemein gesagt werden, daß diejenigen Bündel, die dem mechanischen Ring am nächsten liegen, die stärksten, die zentralen die schwächsten oder gar keine Bastbeläge besitzen.

Gefäßbündelverlauf.

Bezüglich des Gefäßbündelverlaufes in den Stengeln folge ich in erster Linie den grundlegenden Untersuchungen Falkenberg's (l. c.), der eine Reihe von für uns wichtigen Species daraufhin geprüft hat und dessen Untersuchungen ich in einigen Fällen teilweise durch eigene Beobachtungen bestätigen kann. P. 175 seiner Arbeit bringt Falkenberg eine Übersicht über den Gefäßbündelverlauf und ordnet die Ergebnisse in 3 verschiedene Typen, von denen der zweite Typus: »Grundgewebe und Fibrovasalstränge sind deutlich differenziert; die Fibrovasalstränge treten fast horizontal aus den Blättern zum Teil bis in die Mitte des Zentralzylinders, biegen dann nach unten und verlaufen nach abwärts allmählich divergierend, bis sie in den oberflächlichen Schichten des Zentralzylinders in verschiedener Weise endigen (Palmentypus)« für uns in Betracht kommt. Von hierher gehörenden Pflanzen untersuchte Falkenberg *Majanthemum, Paris, Ruscus hypoglossum, Asparagus officinalis* und *Aspidistra*.[2]

[1] E. Scholz, »Morphologie der Smilaceen mit besonderer Berücksichtigung ihres Sproßwechsels und der Anatomie der Vegetationsorgane«, 23. Jahresbericht des niederösterr. Landes-Realgymnasiums, Stockerau 1887/88 erwähnt diese auffallende Tatsache nicht.

[2] Zu diesem Typus gehören ferner die Zwiebeln der Allioideen und Lilioideen, während die oberirdischen Organe verschiedener Lilioideen seinem dritten Typus zugerechnet werden, was hier des Überblickes halber erwähnt sein mag.

Die Blattspurstränge, die schräg in das Caulom eintreten, dringen nun nach meinen Beobachtungen bei *Ruscus aculeatus* nicht immer weit gegen die Mitte vor, sondern verlaufen nahe dem Stereomring allmählich divergierend nach abwärts. Sie scheinen sich nach Falkenberg (*R. hypoglossum*) hernach an andere Stränge anzusetzen, während sie bei *Asparagus officinalis* zum Beispiel blind endigen. Zwischen den einzelnen Blattspursträngen treten, wie ich für *R. aculeatus* beobachten konnte, häufig Anastomosen auf, die auf möglichst kurzem Wege eine Verbindung zwischen zwei Strängen herzustellen suchen. Die Gefäßbündel, die aus den Achselsprossen in den Zentralzylinder einwandern, dringen bei *R. aculeatus* wenigstens durchaus nicht tief gegen die Mitte vor, sondern legen sich bald an ältere Gefäßbündel an, die im Zentralzylinder bereits, aus höheren Blättern oder Seitensprossen kommend, vorhanden waren; namentlich blieben die Bündel der morphologischen Unterseite fast immer in Kontakt mit dem mechanischen Ring. Von größerem Interesse ist das Auftreten stammeigener Bündel. Bei *Asparagus officinalis* treten unmittelbar an der Peripherie des mechanischen Ringes Cambiformbündel auf, deren Verlauf, wie ich auch bei *Asparagus tenuifolius* feststellen konnte, mit den Blattspursträngen nichts zu tun hat. Daß sie nach oben und unten blind enden, wie Falkenberg meint, scheint mir zweifelhaft. Jedenfalls ist ihr Anschluß nach oben schwer festzustellen, da die Zone der Abspaltung von Blättern und Seitensprossen, in der das Grundgewebe sklerenchymatisch wird und der Bastring sich zum Teile auflöst, eine Weiterverfolgung kaum möglich machte. Stammeigene Bündel wurden ferner für *Ruscus*-Arten beobachtet. Dieselben sind bedeutend größer und entfernen sich besonders in jüngeren Verzweigungen der Stengel weit vom mechanischen Ring, frei in der Rinde verlaufend. Nach Falkenberg stehen sie immer mit Blattspursträngen in Verbindung, bilden auch untereinander häufig Anastomosen. Blattspurstränge sind es, soviel steht fest, nicht. An Schnittserien vermochte ich ferner die noch immer nicht erledigte Frage zu lösen, ob die bei *Polygonatum officinale* [1] auftretenden Rindenstränge in den Stengelkanten, wie man auf Grund morphologischer Befunde annehmen zu müssen glaubte, Blattspurstränge sind oder nicht. Auch bei *Polyg. officinale* treten die Blattspurstränge direkt in den Zentralzylinder und laufen, dem Palmentypus entsprechend, nach abwärts. Unabhängig davon treten nun die peripheren Rindenstränge auf, die die Kantenbildung beherrschen, also stammeigene Bündel darstellen. Hiermit ist die Frage im verneinenden Sinne erledigt.

Der Schaft.

Die Trennung der Schäfte von den Stengeln ist in dieser Arbeit anatomisch kaum gerechtfertigt und nur die konventionelle Auffassung der morphologischen Begriffe hat mich dazu bewogen. Leider standen mir zur Untersuchung nur 3 Pflanzen zur Verfügung: *Convallaria majalis*, *Ophiopogon Jaburan* und *Rohdea japonica*. Die anatomischen Tatsachen sollen viel kürzer besprochen werden, da in den meisten Fällen auf frühere Kapitel zu verweisen genügt. Die Epidermis besteht durchwegs aus zartwandigen Zellen mit einer einfachen gewellten Cuticula, dünnen Radialwänden und (bei *Convallaria*) etwas dickeren Innenwänden.

Im folgenden seien einige Maße mitgeteilt:

	Höhe		Länge	Breite
	des Lumens	der ganzen Zelle		
Ophiopogon Jaburan . .	27 μ	31·5 μ	98—190 μ	zirka 24 μ
Rohdea japonica	36·5	45	190—270	» 36

[1] Schulze erwähnt *Polygonatum anceps* (synon. *Polygonatum officinale*) und beruft sich dabei auf E. Scholz, der die Bündel richtig für stammeigene hält.

Die Spaltöffnungen sind durchwegs nach dem *Amaryllis*-Typus gebaut und zeigen keine xerophytischen Anpassungen (*Ophiopogon Jaburan*). Häufig finden sich auch reduzierte Spaltöffnungen: Die Schließzellen sind emporgehoben, zusammengedrückt, die Zentralspalte ist verschwunden. Interessanter ist für uns *Rohdea japonica*: An einer Reihe von Spaltöffnungen tritt unmittelbar hinter der Zentralspalte, annähernd in der Mitte des Hinterhofes, dieselbe Erscheinung einer überzähligen Leistenbildung auf, wie wir sie bei *Ruscus* usf. im Vorhof beobachtet haben; die Leisten sind hier winzig klein (Taf. VI, Fig. 62), manchmal treten sie überhaupt nicht auf oder sind nur einseitig entwickelt. Überdies zeigen die Spaltöffnungen mancherlei Unregelmäßigkeiten: die Bauchwände oder die Rückenwände der beiden Schließzellen sind ungleich stark verdickt oder es legen sich die Rückenwände direkt an die radialen Längswände der Nebenzellen an und verwachsen, so daß die Nebenzellen an dieser Stelle in zwei Lumina geteilt sind (Taf. VI, Fig. 62), oder es kommt, wie ich in der Fläche beobachtet habe, zu einer eigentümlichen Verzerrung, so daß die Zentralspalte asymmetrisch liegt und nicht mit der Längsrichtung der Spaltöffnung, was man aus der Lage anderer Stomata am selben Schnitt feststellen kann, zusammenfällt. Die Spaltöffnungen sind im allgemeinen selten, bei *Rohdea* treten sie erst hoch oben am Schafte auf.

Im Folgenden wieder einige Maßangaben:

	Schließzellen, absolute Höhe zwischen den Cuticularleisten	Breite	Länge
Für *Rhodea japonica* . .	46 μ	29 μ	85 μ
Für *Ophiogogon Jaburan*	27	14·5	56

Die Höhe der Nebenzellen beträgt bei *Rohdea* 68 μ, die gewöhnlicher Epidermiszellen 49 μ. Eine Scheidung des Grundgewebes in Rinde und Zentralzylinder ist immer deutlich gegeben. In manchen Fällen, wie *Rohdea japonica*, unterbleibt die Ausbildung eines mechanischen Ringes (vgl. Textfig. 9). Der Querschnitt von *Rohdea* erinnert an *Trillium* und *Paris*, doch ist der Zentralzylinder relativ viel kleiner, die Rinde vielschichtig und die Gefäßbündel zeigen keine bestimmte Anordnung; im Zentrum liegen (wie überall) die größten Gefäßbündel.

Convallaria majalis (Textfig. 8) ist ausgezeichnet durch einen annähernd dreikantigen Stengel, in dem ein verholzter Collenchymring auftritt, dem sämtliche Gefäßbündel in geringerem oder größerem Grade genähert sind, so daß ein bündelfreies Mark entsteht (Gegensatz zu den Polygonateen). Bastzellen fehlen gänzlich. *Ophiopogon* dagegen besitzt einen sehr wohl ausgebildeten Bastring, der gegen die Rinde sowohl als gegen das Mark scharf abgegrenzt ist.

Das Rindenparenchym ist durchwegs zartwandig, auch in den eigentümlichen Falten, die am Schafte von *Ophiopogon Jaburan* auftreten; damit ist häufig ein In-die-Tiefe-Rücken von Epidermiszellen verbunden, die in diesem Falle viel kleiner und namentlich niederer werden als an der freien Schaftoberfläche. Die Rinde führt in allen Fällen Raphidenzellen, bei *Rohdea* kommen auch Einzelkrystalle mit abgestumpften Enden vor. Länge der Krystallzellen bis 250 μ, Breite 24 μ; Raphidenzellänge 150 μ, Breite 27 μ, die Raphidenbündel selbst sind winzig klein.

Die Gefäßbündel zeigen entweder ein einheitliches Hadrom (*Ophiopogon*, Taf. VII, Fig. 71), und *Convallaria*) oder es treten zwei Schenkel auf (*Rohdea*,[1] Textfig. 10), die entweder an der Außenseite

[1] Die Anatomie von *Rohdea japonica* (alle Vegetationsorgane) bringt auch E. Baroni: »Ricerche sulla struttura istologica della *Rohdea japonica* e sul suo processo d'impollinazione (N. G. B. J., XXV, 1893, p. 152 bis 175 [Referat im Botan. Jahresbericht, 1893, I, p. 575]). Besonders betont er den *Amaryllis*-Typus der Spaltöffnungen. Die Hörnchen im Hinterhof und die Einzelkrystalle in der Rinde, auf die sich auch die Raphiden beschränken, scheint er nicht beobachtet zu haben.

(Leptomseite) miteinander verbunden sind oder überhaupt getrennt verlaufen und nur durch Hadromparenchym miteinander verbunden werden. *Rohdea* zeigt im Bau des Leptoms gar keine abnormen Bildungen, die Bündel sind von einem sehr mächtigen Bastring umscheidet.

Bei *Convallaria* treten an der äußeren Begrenzung des Leptoms Collenchymbildungen auf und bei *Ophiopogon* wandern vom Bastbelag Elemente in das Leptom hinein, so daß dasselbe in zwei Arme geteilt wird (Taf. VII, Fig. 71). Bei *Dasylirion* (vgl. Kny, l. c., p. 100, Fig. 3) ist dieser Prozeß bis zu einer vollständigen Zweiteilung des Leptomzylinders gesteigert worden. Ich erwähne diese Tatsache, weil sie mit ein Kriterium für die Beziehungen zwischen Ophiopogonoideen und Dracaenoideen darstellt.

Über den Gefäßbündelverlauf existieren keine Arbeiten. Wohl hat Euker[1] *Convallaria majalis* untersucht, aber hauptsächlich die Bündelverbindungen zwischen Wurzeln und Laubblättern behandelt

Fig. 8.

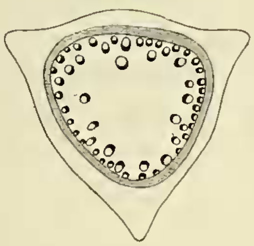


Fig. 9.

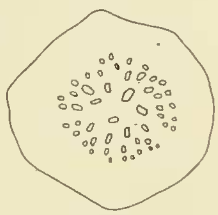
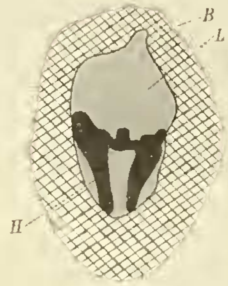


Fig. 10.



B = Bast,
H = Hadrom,
L = Leptom.

(es können wohl nur die Rhizome gemeint sein, denn Wurzeln tragen keine Psyllome; übrigens geht das auch aus seinen Angaben über die Anatomie hervor). Auf den Schaft kommt er nicht zu sprechen. Das eine steht jedenfalls für *Convallaria* fest, daß die Blattspurstränge aus den Tragblättern, sowie die Stränge aus den Achselsprossen (Blütenstielen) nie bis ins Zentrum vordringen, was an jedem beliebigen Querschnitt festgestellt werden kann.

Die Stolonen.

Stolonen kommen nur den Ophiopogonoideen zu, mir selbst stand in dieser Hinsicht bloß *Ophiopogon japonicus* zur Verfügung. Die Epidermiszellen, die durchwegs dicke Radial- und Innenwände besitzen, tragen einen derben Cuticularmantel, der ebenfalls eine scharfe Trennung zwischen Cuticula und Cuticularschichten nicht gestattet, sondern vielfach unregelmäßige knollige Verdickungen zeigt und in der Flächenansicht ein zerfetztes gekörneltes Aussehen darbietet. Auf der Oberfläche der Stolonen zerstreut liegen Spaltöffnungen, die den *Amaryllis*-Typus noch erkennen lassen, deren Rückenwände jedoch derb sind; die Bauchwände tragen unregelmäßige Verdickungen, die Cuticularschichten, die Cuticularleisten und auch die äußeren Hautgelenke sind mannigfachen Veränderungen unterworfen (vgl. Taf. VII, Fig. 69). Unterhalb der Epidermis tritt nun mit manchen Unterbrechungen eine einschichtige Intercutis entgegen, deren Zellen zarte, aber deutliche Suberinlamellen tragen (Taf. X, Fig. 109). Dieses Vorkommen läßt uns im Zusammenhang mit dem Bau des mechanischen Ringes die engen Beziehungen der Stolonen zu den Rhizomen erkennen. Die äußersten Zellen des mechanischen Ringes (Taf. X, Fig. 114) zeichnen sich nach Art von Endodermiszellen durch Verkorkung der Mittellamelle und einseitig entwickelte Verdickungsschichten aus. Die folgenden Zellen des mechanischen Ringes sind Stereiden, die von Bastzellen abweichend gebaut sind. Innerhalb des mechanischen Ringes liegen die Gefäßbündel von einem ähnlichen Bau wie in den Schäften von *Ophiopogon Jaburan*. Leider konnte ich nicht einen direkten Vergleich

[1] Euker Reinhard, »Zum Gefäßbündelverlauf von *Convallaria majalis* L. (Ber. d. d. Bot. Ges., XXIV, 1906, p. 330 bis 339, tab. XV). Referat im Bot. Jahresb. 1906, Bd. II, p. 57.

zwischen Schäften und Stolonen einer und derselben Art durchführen, da mir eben das nötige Untersuchungsmaterial fehlte. An der Ansatzstelle der Niederblätter, die im Bau sehr einfach sind, findet sich eine mehrschichtige Korkbildung in dem peripheren Gewebe der Stolonen. Raphidenbündel und Einzelkrystalle, beziehungsweise wenige in einer Zelle kommen vor.

Die Phyllokladien.

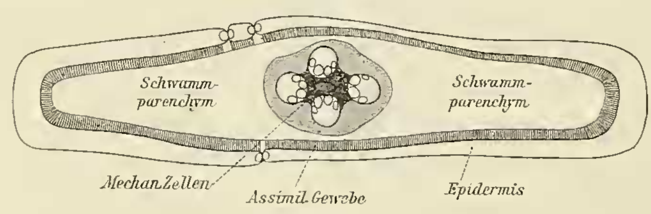
Die Phyllokladien der Asparageen sind Flachsprosse, die an Stelle der sehr reduzierten Laubblätter die Kohlensäureassimilation übernehmen. Ihre Gestalt ist sehr verschieden: Bei den beiden ersten Untergattungen von *Asparagus* (*Euasparagus* und *Asparagopsis*) sind sie nadelförmig-pfriemlich (Kladodien), bei der dritten Untergattung (*Myrsiphyllum*) dagegen, sowie bei den Gattungen *Danaë*, *Semele* und *Ruscus* breit, blattartig (Phyllokladien s. s.).

Mit Rücksicht schon auf diese grob morphologischen Differenzen, ferner auf die damit zusammenhängende variable Zahl von »Blatt«-Nerven, schließlich in Hinblick auf die Veränderungen, die sich aus dem Bestreben der Organe, Dorsiventralität zu erreichen, ergeben, scheint es zweckmäßig, die einzelnen Gattungen getrennt zu besprechen und an der Hand der Anatomie die Veränderungen zu konstatieren, die schließlich im extremsten Falle bis zu völliger Blattähnlichkeit führen.

Das Asparagus-Phyllokladium.

Die Phyllokladien der *Asparagus*-Arten (mit Ausnahme des Subgenus *Myrsiphyllum*) sind im Querschnitt entweder annähernd kreisrund oder etwas elliptisch gestreckt und nur von einem einzigen Nerven, der allerdings meistens aus mehreren Gefäßbündeln zusammengesetzt ist, durchzogen. Die Besprechung des *Myrsiphyllum*-Phyllokladiums wird an die von *Danaë* und *Semele* angeschlossen werden. Als Typus habe ich zunächst *Asparagus officinalis* (Taf. VIII, Fig. 74) im Auge; die Epidermiszellen stimmen im Bau annähernd mit denen am Stengel überein. Cuticularschichten, die am Stengel häufig zu finden waren, treten in den Phyllokladien (ähnlich wie in Laubblättern) meistens zurück; die Cuticula ist stets deutlich ausgebildet. Bedeutend zarter sind die Epidermiszellen von *Asparagus tenuifolius* (Taf. X, Fig. 113), *plumosus* u. a. Sie sind durchwegs langgestreckt, parenchymatisch bis prosenchymatisch und tragen die für die betreffenden Stengel bekannten Spaltöffnungen ohne wesentliche Veränderung und in regelmäßiger Verteilung, so daß daraus noch keine Dorsiventralität ersichtlich ist. Während der Querschnitt der Phyllokladien der bisher besprochenen *Asparagus*-Arten annähernd kreisrund war, sind die Phyllokladien von *Asparagus Sprengeri* flach ausgebreitet und demgemäß auch im Querschnitt mit vorherrschender Breiten-

Fig. 11.



dimension (Textfig. 11). Nun sind aber die Epidermiszellen durchaus nicht überall gleich gebaut, schon an einem Querschnitt durch den Nerv (Taf. VII, Fig. 73) läßt sich erkennen, daß die Epidermiszellen unmittelbar über den Gefäßbündeln am niedrigsten sind und daß sie mit zunehmender Entfernung von denselben bedeutend an Größe zunehmen; diese Differenz wird nun am Rand des Phyllokladiums am größten, dessen Epidermiszellen die über der Mittelrippe in der Höhen- und Breitendimension ungefähr um das Dreifache übertreffen. (17) Die Spaltöffnungen, die an der Unter- und Oberseite, wofern man überhaupt schon eine solche Unterscheidung vornehmen kann, gleich häufig auftreten, beschränken sich auf die Region unmittelbar am Nerv des Phyllokladiums, während der Rand frei bleibt. Die verschiedenen Epidermiszellen differieren in der Längendimension nicht.

Das Mesocaul[1] differenziert sich in ein hochentwickeltes Assimilations- und ein schwach entwickeltes Leitungsgewebe, das in unseren Fällen den Mittelnerv bildet.

Das Assimilationsgewebe besteht aus mehreren Reihen von Palisadenzellen, die direkt dem Leitparenchym, das den Zentralstrang umgibt, aufsitzen. Die Zahl der Palisaden ist, wenn wir zunächst von *Asparagus Sprengeri* absehen, je nach der Art verschieden. *Asp. officinalis* 2—3, *tenuifolius* 1—2, ferner je nachdem wir die physiologische Ober- oder Unterseite betrachten (Taf. VIII, Fig. 74 und Taf. X, Fig. 113). Der Begriff »physiologische Oberseite« ist einzig und allein durch dieses Merkmal gegeben, er stimmt mit der morphologischen Oberseite, wenn man diese aus der Anordnung eines einzigen Leitbündels überhaupt feststellen kann, meistens nicht überein (Taf. X, Fig. 113). Die Palisadenzellen sind durchwegs im Sinne der Radien bedeutend gestreckt und gestatten einen Stoffverkehr nur auf kürzestem Wege zum Leitparenchym, da einem solchen im Sinne der Längsrichtung des Phyllokladiums zahlreiche quer-radiär verlaufende Intercellulargänge hindernd in den Weg treten. Die Höhe (radiale Streckung) der Palisadenzellen ist bei den einzelnen Arten verschieden, am bedeutendsten ist sie bei *Asparagus plumosus* und *maritimus*. Für *Asparagus Sprengeri* gilt eine noch weitergehende Spezialisierung. Die hier einschichtigen, ziemlich kurzen Palisadenzellen (Taf. VII, Fig. 73) sitzen Sammelzellen auf, an die sich ein reichliches Schwammparenchym anschließt. Hauptsächlich in den beiden Flügeln ist es stark entwickelt und macht einem vorwiegend quer-radial verlaufenden Durchlüftungssystem Platz, in welcher Richtung auch die Ableitung der Assimilate zum Leitparenchym erfolgt. Das Stranggewebe besteht im einfachsten Falle aus einem einzigen Gefäßbündel, das keine Gruppierung seiner Elemente, wie etwa im Stengel, erkennen läßt, sondern dessen Hadrom das Leptom gar nicht oder im leichten Bogen teilweise umgreift. Im Umkreis liegen verstreut einige Bastzellen. *Asparagus officinalis* besitzt in seinem Mittelnerv zwei Bündel, die ihre Leptomseiten nach außen kehren und im Zentrum durch einen ziemlich starken Baststrang miteinander verbunden sind. In solchen Fällen ist natürlich eine morphologische Dorsiventralität nicht zu erkennen. (Das schließt naturgemäß die Möglichkeit einer physiologen Dorsiventralität nicht aus!) Für *Asparagus Sprengeri* sind 4 Bündel nachweisbar, deren Gruppierung keine Dorsiventralität zu erkennen gibt. Erst gegen die Spitze des Phyllokladiums wird das möglich, dann, wenn das morphologisch oben liegende Bündel früher rückgebildet wird als die anderen. Eine physiologische Oberseite tritt bei *Asparagus Sprengeri* nicht auf. Nun soll uns noch die Frage beschäftigen, wieso in den Phyllokladien zwischen den Gefäßbündeln Bast auftritt. Verfolgen wir die Bilder auf succedanen Querschnitten, so ergibt sich zunächst für den Phyllokladiengrund ein mechanischer Ring wie für den Stengel. Je weiter hinauf wir aber kommen, umso mehr Elemente wandern unter gleichzeitiger Auflösung des peripheren Stereoms zwischen die Leitbündel, wo sie sich am längsten erhalten. ([18]) Umgeben ist der Zentralstrang von einem 1—2schichtigen mächtigen Leitparenchym, dessen Massigkeit sich sofort aus der Correlation der Gewebe erklärt. An der Peripherie der Parenchymscheide finden sich vereinzelt Raphidenzellen.

Die Phyllokladien von Myrsiphyllum, Danaë und Semele.

Die Phyllokladien der drei genannten Genera (*Myrsiphyllum* ist das dritte Subgenus von *Asparagus*) stimmen vor allem darin überein, daß ihr Mesocaul von mehreren nicht zu einer Säule zusammengedrängten Bündeln durchzogen wird, sich also wie das Mesophyll irgend eines flach ausgebreiteten Laubblattes verhält. Von dem später zu besprechenden *Ruscus*-Phyllokladium unterscheidet sich dieses durch den Mangel der sogenannten Zentralzylinderchen, so daß wir also in unseren drei Formen (natürlich wieder in verschiedenem Grade) die weitestgehende Blattähnlichkeit vor uns haben.

Im folgenden beziehe ich mich nur auf jene Region, in der die Bündel bereits in einer Ebene liegen, und werde erst später die Entwicklung dieser Anordnung aus einem zylindrischen Organ erklären.

---

[1] Ich halte es für zweckmäßig, in Fällen, wo es sich um physiologisch den Laubblättern gleichartige Caulome handelt, das dem Mesophyll entsprechende Innengewebe des Phyllokladiums ohne weitere Detaillierung desselben mit dem Namen Mesocaul zu bezeichnen.

Die Epidermiszellen sind in den meisten Fällen derbwandig; die Größenverhältnisse derselben sind an der Ober- und Unterseite geringen Schwankungen unterworfen, nur bei *Asparagus Krausii* und *medeoloides* sind die Zellen der morphologischen Oberseite (die hier ebenfalls zur physiologischen Unterseite geworden ist) unmittelbar über dem Mittelnerv kleiner als in den beiden Flügeln, und stehen dort im direkten Zusammenhang mit den Zellen der Gefäßbündelscheide. In manchen Fällen, so bei *Semele androgyna* und *Danaë Laurus*, sind außer der Cuticula auch Cuticularschichten vorhanden, die auf die Außenwände beschränkt sind und nur im Phyllokladienrand auch die Seiten- und Innenwände im Sinne einer xerophytischen Anpassung ergreifen. An den Epidermiszellen der physiologischen Oberseite von *Asparagus Krausii* (Taf. VII, Fig. 72*a, b*) treten eigenartige, linsenförmige Verdickungen der Radialwände auf, die allmählich auf den Außenwänden auslaufen. An den Epidermiszellen der Oberseite von *Semele androgyna* treten vereinzelt sekundäre Querwände auf.

Die Spaltöffnungen schließen sich in ihrer Ausbildung dem Typus an, der am Stengel der betreffenden Pflanze realisiert war. Auch für *Asparagus Krausii* gelten die Stomata am Stengel (Taf. X, Fig. 106), nur erscheinen sie infolge der Kleinheit der Schließzellen, beziehungsweise der dünnen Außenwände der Epidermiszellen eingesenkt. Interessant und für unseren Zusammenhang wichtig ist die Frage nach der Funktionsfähigkeit und Verteilung der Spaltöffnungen.[1] Nachdem die Phyllokladien Caulomgebilde sind, die ursprünglich überall an der ganzen Oberfläche Spaltöffnungen tragen, müssen wir vermuten, daß solche auch an der Seite auftreten, die sekundär zur physiologischen Oberseite geworden ist. Szafer,[1] der dieser Frage als erster nähertrat, fand nun tatsächlich an der physiologischen Oberseite von *Danaë* Spaltöffnungen, von denen allerdings nur der kleinste Teil funktionstüchtig geblieben ist. Die meisten sind reduziert, entweder dadurch, daß sie nach ihrer Ausbildung durch sekundäre Veränderungen außer Dienst gestellt wurden oder überhaupt auf einem früheren Stadium der Entwicklung stehen geblieben sind. Unter Hinweis auf seine Abbildungen 9—14 und meine Figur 75 (Taf. VIII) möchte ich betonen, daß die Rückbildungsmöglichkeiten nach den verschiedensten Richtungen durchlaufen werden und eine erschöpfende Darstellung der bezüglichen Variationen unmöglich ist. Auch bei *Semele androgyna*, bei welcher Gattung sich die Begriffe »morphologische« und »physiologische Oberseite«, decken, sind an der Oberseite vereinzelte Spaltöffnungen in starker Rückbildung vorhanden, die ebenfalls die Caulomnatur der Phyllokladien beweisen. Die Spaltöffnungen an der morphologischen Unterseite (bei *Semele*) sind sehr zahlreich und lassen selten Rückbildungen erkennen. Auffallend ist jedenfalls, daß *Myrsiphyllum* (*Asparagus Krausii* und *medeoloides*) an der physiologischen Oberseite überhaupt keine Spaltöffnungen besitzt (wenigstens habe ich keine gesehen), daß also hier die Umbildung zu physiologischen Blattorganen am weitesten vorgeschritten ist. Die Epidermiszellen sind, in der Fläche betrachtet, meist langgestreckt, so besonders bei *Asparagus Krausii* und *medeoloides* (der physiologischen Oberseite), polygonal bei *Semele* und *Danaë*, bei welchen Formen durch das Auftreten von Spaltöffnungen ein sehr charakteristisches Netzwerk entsteht.

Das Mesocaul bildet an der physiologischen Oberseite ein mehr oder weniger deutliches Assimilationsgewebe, das wieder bei den *Asparagus*-Arten *Krausii* und *medeoloides* (Taf. X, Fig. 106) die höchste Entwicklung erfährt. Besonders *A. medeoloides* zeigt ein sehr vollkommenes Palisadengewebe, Sammelzellen und Schwammparenchym. Die Zellen der physiologischen Unterseite führen ebenfalls Chlorophyll, ihre Zellen sind aber vielarmig und lassen zwischen einander große Intercellulargänge frei, die das Phyllokladium hauptsächlich in der Richtung senkrecht zur Längsausdehnung durchziehen. Bei *Semele* und *Danaë* dagegen liegt eine so reiche Differenzierung nicht vor. Die Zellen der Ober- und Unterseite zeigen annähernd ein gleiches Verhalten, sie sind kubisch-ellipsoidisch und 2—3 Zellreihen stark. Das Binnengewebe ist jedoch kein Schwammparenchym, sondern wird von wenigen, großen, farblosen

---

[1] Vgl. W. Szafer, »Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* Mönch«, Österr. bot. Zeitschrift, LX, Juli 1910, p. 254.

Zellen ausgefüllt, die jedenfalls ein Wassergewebe repräsentieren. Die Durchlüftung erfolgt auch hier vorwiegend senkrecht zur Längsrichtung des Organes. Die Interzellullarräume zwischen den Assimilationszellen sind kleine Gänge, die wiederholt Einbuchtungen der Zellen verursachen. Raphiden sind weit verbreitet, Einzelkrystalle fanden sich bei *A. Krausii*, wo sie sich merkwürdigerweise in die ersten Reihen des Assimilationsgewebes der Ober- und Unterseite einschalten und unmittelbar unter der Epidermis liegen. Die Dorsiventralität kommt also im Assimilationsgewebe zum Ausdruck, bedeutend stärker bei *Myrsiphyllum*, während sie bei *Danaë* und *Semele* kaum mehr zu erkennen ist. Die beiden letzten Pflanzen stellen überhaupt einen phylogenetisch viel jüngeren Typus dar. Die Gefäßbündel zeigen einen sehr einfachen Bau und sind häufig mit Bastscheiden umgeben, die zum Beispiel bei *Asparagus Krausii* in direkte Beziehung zum Hautgewebe der morphologischen Oberseite treten. Die Anatomie bietet nichts Neues. Bei *A. medeoloides* verlaufen die Mestomstränge vereinzelt, bei *A. Krausii* dagegen wird die Mittelrippe von zwei einander mit dem Hadrom zugekehrten Bündeln gebildet. Das Leptom zeigt bei *Semele* eine schwächere Verholzung als im Stamme.

Mit Rücksicht darauf, daß die Phyllokladien Caulomgebilde sind, muß sich die Flächenverteilung der Gefäßbündel erst allmählich herausentwickeln, das heißt: Der Querschnitt durch die Ansatzstelle des Phyllokladiums muß ein anderes Bild ergeben als der durch eine höher gelegene Zone. Ich halte mich hiebei an die genauen Untersuchungen von Szafer, umsomehr, als die anderen von ihm nicht untersuchten Formen im großen und ganzen dieselben Erscheinungen zeigen. Der Zentralzylinder stellt anfangs einen Strang von ovaler Querschnittsform dar. Hand in Hand mit der seitlichen Abflachung rücken große Bündel nach außen, nur die, die von vorne herein in der Richtung der Abflachung gelegen waren, während alle zwischenliegenden anders orientierten Bündel rückgebildet werden. Diese Auflösung des Zentralzylinders geht immer weiter, bis schließlich alle Bündel in einer Ebene liegen und alle ihre Hadromseiten nach der einen (bei *Danaë physiol.* Unter-)seite kehren. Die Richtung der Bündel ist nicht immer konstant. Bei den beiden zu *Myrsiphyllum* gerechneten *Asparagus*-Arten decken sich die Begriffe »morphologisch« und »physiologisch« ebensowenig als bei *Danaë*, während *Semele* sich normal verhält. In manchen Fällen, so bei *A. medeoloides*, sind die Bündel überdies schräg orientiert, das heißt, die Symmetrieebene durch das Leitbündel steht nicht auf der Phyllokladiumfläche senkrecht. Erwähnt sei ferner, daß bei *Danaë*, wie Szafer beobachtete, die Auflösung des Stereomzylinders nicht spontan und nicht gleichmäßig auf dem ganzen betreffenden Querschnitt erfolgt, sondern daß dieselbe von der einen Seite beginnt und allmählich auf das ganze Phyllokladium übergreift, was der erwähnte Autor mit der verschiedenen mechanischen Inanspruchnahme der beiden Hälften des Basalteiles in Übereinstimmung bringt.

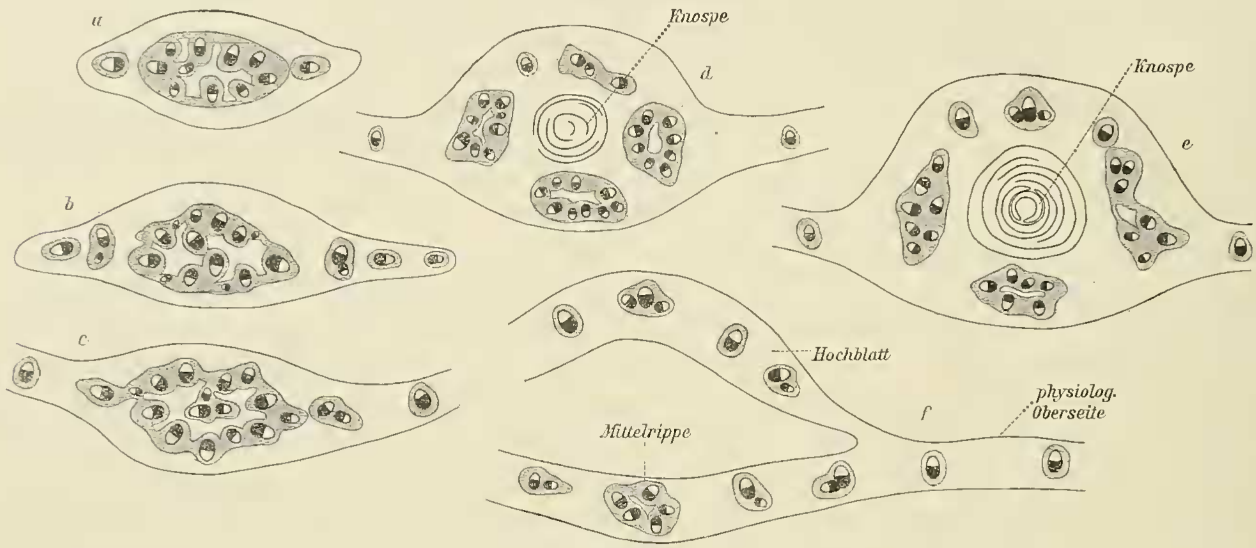
Das Ruscus-Phyllokladium.

Die Phyllokladien der drei *Ruscus*-Arten unterscheiden sich von den bisher besprochenen Fällen in erster Linie dadurch, daß — von den lateral laufenden Bündeln abgesehen — eine größere Zahl von Bündeln den Mittelnerv konstituieren und sich dort zu einem mehr oder weniger deutlichen Zentralzylinder, dem Zentralzylinderchen, [1] gruppieren, das meist bis in die Spitze als solches deutlich verfolgt werden kann. Zum näheren Verständnis will ich unter gleichzeitigem Hinweis auf Falkenberg und Bernátsky die Veränderungen schildern, die sich auf succedanen Querschnitten für *Ruscus hypoglossum* ergeben (Textfig. 12). An der Ansatzstelle bilden die Bündel einen mehr oder weniger elliptischen, geschlossenen Zylinder, indem die Bündel annähernd so orientiert sind wie im Stengel. Nach Maßgabe der Verflachung des Phyllokladiums treten nun in der Richtung der Abflachung des Phyllokladiums Einzelbündel aus dem Verbande heraus, jedes mit einem starken Bastring umgeben *(a)*; die äußersten Bündel liegen annähernd symmetrisch zur Caulomfläche, die folgenden aber zeigen alsbald die endgültige Orientierung, so daß daraus der Begriff »morphologische Ober- und Unterseite« festgestellt werden kann; die Bündel des

[1] J. Bernátsky, »Das *Ruscus*-Phyllokladium«, Botan. Jahrbücher für Systematik, XXXIV, p. 161.

Zentralzylinderchens vermehren sich durch Abspaltung innerer Bündel, aus denen das Strangsystem der Blütenstiele zusammengesetzt wird; die peripheren Bündel rücken auseinander, gruppieren sich in vier Hauptstränge, von denen der dem Phyllokladium als Mittelnerv angehörende Strang sehr deutlich wieder einen Zentralzylinder bildet, während die beiden seitlichen Zylinder unregelmäßig sind und bald weiteren Veränderungen unterliegen. Mit Ausnahme des Mittelnerves im Zentralzylinder lösen sich alle übrigen

Fig. 12.



Gefäßbündelgruppen in Einzelbündel auf und verlaufen in das sich gleichzeitig bildende Tragblatt; das Tragblatt, das so wie die Blütenzweige in unserem Falle an der Unterseite des Phyllokladiums entsteht, verliert alsbald seinen lateralen Zusammenhang mit dem letzteren. Das Zentralzylinderchen bleibt bis in die Spitze des Phyllokladiums erhalten, wird immer bündelärmer und besteht unmittelbar vor seiner Auflösung und Rückbildung nur mehr aus einem Bündel, das sich in seiner Orientierung so verhält wie die Lateralbündel im Phyllokladium. Bei *Ruscus aculeatus* ist der ursprüngliche Zentralzylinder an der Abzweigungszone sofort aus mit dem Hadrom im allgemeinen nach unten gewendeten Bündeln zusammengesetzt. Die aus dem Verbande heraustretenden Bündel haben also schon jetzt die definitive Orientierung. Auch hier entspringt das Tragblatt mit dem Blütenzweig an der Unterseite. Die Gruppierung der Gefäßbündel ist viel weniger deutlich und das Zentralzylinderchen besteht eine kurze Strecke hinter der Abspaltung des Hochblattes nur mehr aus einem großen Gefäßbündel. *Ruscus hypophyllum* unterscheidet sich von den beiden anderen dadurch, daß Tragblätter und Blüten an der morphologischen Oberseite entstehen, daß ferner in die rudimentären Tragblätter nur 2 oder 3 Bündel verlaufen, von einer Zergliederung des Zentralzylinders in Gefäßbündelgruppen wie bei *hypoglossum* (Textfig. 12*d*) hier, den Mittelnerv des Phyllokladiums ausgenommen, keine Rede ist und dieser schließlich ähnlich wie bei *R. aculeatus* bald arm an Bündeln wird. Erwähnt sei ferner, daß die stärkeren Lateralnerven bei allen drei Arten aus zwei Bündeln bestehen, die einander das Hadrom zukehren. Das kleinere Bündel liegt immer an der morphologischen Oberseite.

An dieser Stelle möchte ich die morphologischen Tatsachen, die sich aus dem Gefäßbündelverlauf und deren Orientierung ergeben, nochmals übersichtlich zusammenfassen, weil in systematischen Werken immer noch unrichtige Angaben gebracht werden. Engler betont p. 79 des II. Bd., 5, seiner »Natürlichen Pflanzenfamilien«: »Auf der Mitte der durch Drehung häufig seitwärts oder nach unten gerichteten Oberseite (!) stehen in der Achsel eines Hochblattes eine oder einige Blüten . . .« Demgegenüber steht fest: Die Lage der Phyllokladien am Stengel ist konstant und zwar immer so, daß die morphologische Unterseite nach oben gerichtet ist, die allerdings (vgl. unten die Anatomie) sekundäre wenn auch schwache Kriterien einer physiologischen Oberseite erhalten kann. Seitliche Verdrehungen des Phyllokladiums kommen bei

R. aculeatus häufig vor, doch auch dann bleibt das oben gesagte aufrecht. Eine völlige Umwendung, wie Engler meint, um etwa 180°, gibt es nicht. Bei *Ruscus hypoglossum* und *aculeatus* entstehen die Hochblätter und Blüten oben (also an der morphologischen Unterseite), bei *R. hypophyllum* unten (an der morphologischen Oberseite). Von einem konstanten Auftreten der Blüten an der Oberseite ist somit keine Rede. — Die Anatomie bietet nichts Wesentliches: Die Epidermiszellen zeigen durchwegs sehr schöne xerophytische Anpassungen, außer der Cuticula auch Cuticularschichten, die meistens auf die Außenwände beschränkt bleiben. Vereinzelt (bei *Ruscus hypoglossum*) treten im Verbande der gewöhnlichen Epidermiszellen Höckerzellen auf. Die Epidermiszellen sind ziemlich kurz, so daß am Flächenschnitte Länge und Breite sich nicht voneinander unterscheiden. Die Spaltöffnungen, bezüglich deren ich auf das p. 26 [422] Gesagte verweise, sind an der Ober- und Unterseite annähernd gleichmäßig verteilt und treten zuweilen auch an den Rändern des Phyllokladiums auf, eine Tatsache, die Bernátsky zugunsten der Caulomnatur mit Recht ins Feld führt.

Die Schließzellen sind etwas kleiner als am Stengel:

Für *Ruscus aculeatus* . . .	H = 29 μ	B = 20·8 μ	L = 44 μ,
für *Ruscus hypoglossum* . .	H = 27	B = 14·6	L = 34

Das Mesocaul differenziert sich in ein ober- und unterseits gleich mächtiges, mehrschichtiges Assimilationsparenchym vom gleichen Bau wie bei *Danaë*. Das Binnengewebe wird ebenfalls von einem großzelligen Wassergewebe gebildet, dessen Zellen einen mittleren Durchmesser von 110 μ erreichen. Das Durchlüftungsgewebe ist ähnlich wie bei *Danaë* und *Semele* schwach entwickelt. Um die Gefäßbündel, die mächtige Bastscheiden besitzen, legt sich ein Mantel von Leitparenchym, dessen Elemente radiärstrahlig laufen. Raphiden stets vorhanden.

Größeres Interesse vom anatomischen Standpunkte bietet die Dornenbildung bei *Ruscus aculeatus*.

Das Zentralzylinderchen ist in diese Region bereits stark reduziert und besteht nur mehr aus einem oder zwei Bündeln. Nun wandeln sich aber die Zellen des Grundgewebes in Sklereiden [1] um, die größtenteils prosenchymatisch, langgestreckt und reich getüpfelt sind. Sie sind überdies durchwegs verholzt (Taf. VIII, Fig. 76).

Im Zentrum des nunmehr gebildeten Holzkegels liegen die Reste des Gefäßbündels, dessen Elemente durch den Sclerotisierungsprozeß allmählich zurückgedrängt werden. (Ob sich Zellen der Bündel selbst in Sclereiden umwandeln, wie mir wahrscheinlich erscheint, kann nur die Entwicklungsgeschichte endgültig entscheiden.)

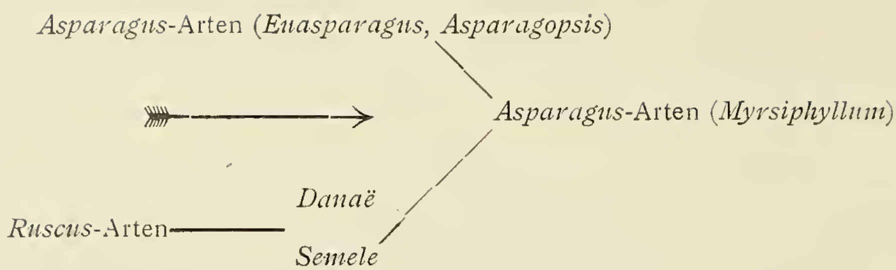
Dieser Prozeß geht nun auch peripherwärts immer weiter und erfaßt die letzten Parenchymzellen, die die Sclereiden von der Epidermis trennen, ja sogar die Epidermiszellen erhalten schließlich eine stark verholzte Celluloselamelle, so daß wir schließlich einen soliden Holzkegel vor uns haben, dessen periphere Schichten überdies cutinisiert sind und von einem derben Cuticularmantel umspannt werden. Aus den anatomischen Kriterien ergibt sich, daß es normalerweise noch nicht zur Prägung einer physiologischen Oberseite gekommen ist. In manchen Fällen, so bei *Ruscus hypoglossum*, spricht allerdings der größere Chlorophyllgehalt für den Beginn einer solchen Differenzierung, doch kann diesem Merkmale noch nicht der Charakter eines Konstitutionsmerkmales zugesprochen werden. Auch die Verteilung der Spaltöffnungen sagt nichts aus. Nur bei *Ruscus hypoglossum* finden sich an der physiologischen Oberseite auch rückgebildete Stomata als erste Andeutung einer physiologischen Differenzierung.

Aus dem Obigen ergibt sich, daß die Phyllokladien der *Ruscus*-Arten noch relative junge Gebilde sind, deren Caulomnatur aus der Verteilung der Gefäßbündel, der Stomata noch deutlich zu erkennen ist. ([19]) Vergleichend mit den anderen Asparageen würden sich hieran zunächst die Genera *Danaë* und *Semele* und dann die *Asparagus*-Arten der Sektion *Myrsiphyllum* anschließen.

---

[1] Der Ausdruck Sklereiden ist hier in etwas weiterem Sinne gebraucht, als Haberlandt es mit Tschirch getan hat (Pflanzenanatomie, l. c., p. 147), da Stereiden ein zu allgemeiner Terminus ist, der über den näheren Bau der mechanischen Zelle gar nichts aussagt.

Übersicht:



(Der Pfeil bedeutet die Richtung, in welche die Blattähnlichkeit angestrebt und bereits in höherem Grade erreicht wird.)

Die große Unbestimmtheit in der Orientierung der Phyllokladien, der häufige Wechsel morphologischer und physiologischer Begriffe (Ober- und Unterseite), scheint mir ebenfalls für die Caulomnatur zu sprechen. Während bei Blättern die aus dem Stengel laufenden Blattspurstränge von Anfang an eine bestimmte Orientierung haben, die sich hernach den Blättern aufprägt, handelt es sich bei den Phyllokladien um Zylinderorgane, in denen Bündel in allen Richtungen oder doch vorherrschend in zwei Richtungen verlaufen, so daß die endgültige Orientierung der Gefäßbündel durchaus nicht vorbestimmt ist. Aus solchen Tatsachen erklärt sich auch die häufige Schrägstellung der Bündel.

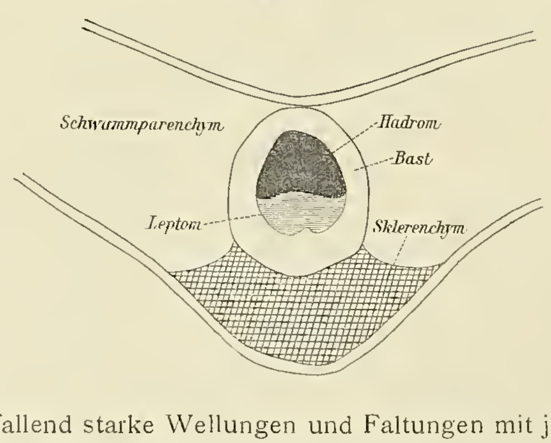
Phyllome.

Das Laubblatt.

I. Funktionstüchtige Laubblätter.

Hieher gehören die Laubblätter aller Pflanzen mit Ausnahme der im vorhergehenden Kapitel besprochenen Asparageen, deren Laubblätter stark reduziert sind. Die Epidermiszellen der stets dorsiventral gebauten Laubblätter sind im Vergleiche zu den Stengelepidermen zarter, die Zellen sind häufig mit nach außen vorgewölbten Außenwänden versehen, die Radial- und Innenwände meist dünn, Cuticularschichten treten zurück, nur die meist gewellte oder in Zäpfchen ausgezogene (*Luzuriaga*) Cuticula ist

Fig. 13.



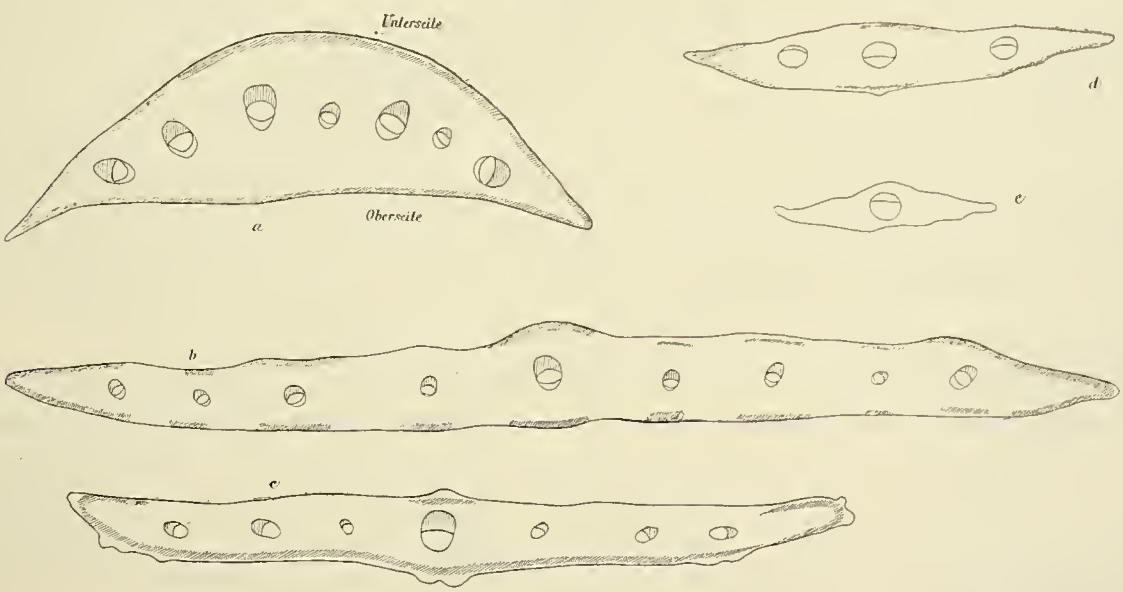
stets deutlich vorhanden. Auffallend starke Wellungen und Faltungen mit je einer großen Falte über einer Epidermiszelle (Taf. VIII, Fig. 78) zeigt *Polygonatum verticillatum*. Mächtige Cuticularschichten finden sich in den Epidermen der xerophilen *Smilax*-Arten, namentlich in den Blatträndern, in denen auch die Innenwände der Epidermiszellen cutinisiert sind. Bei *Lapageria rosea* (Taf. X, Fig. 107) sind die Cuticularschichten im allgemeinen zart, nur in der Mittelrippe werden sie an der Unterseite, die in direkten Anschluß an die mechanischen Zellen der Gefäßbündelscheiden (Textfig. 13) tritt, mächtiger, dringen

keilförmig in die Radialwände vor und stehen so in direktem Zusammenhang mit den verholzten Stereiden. *Aspidistra elatior* zeigt im Blatt in noch höherem Maße als im Stengel Cuticularschichten, die keine scharfe Grenze nach innen zu aufweisen. Auch hier ist die Grenze zwischen Cuticula und Cuticularschichten kaum nachzuweisen. Die Zellen des Blattrandes aller bisher besprochenen Pflanzen (Polygonateen, Convallarieen, Parideen) sind durchwegs stärker gebaut als die der Blattfläche. Die Zellen des Blattrandes sind höher und ragen infolgedessen weit vor (zum Beispiel *Paris*). Dort, wo schon auf der Blattfläche Haare vorhanden gewesen sind (*Smilacina racemosa*), treten sie auch im Blattrande auf und stehen dann entweder einzeln oder zu zweien nebeneinander. Die an den *Smilax*-Arten auf Blättern auftretenden Stacheln stimmen anatomisch mit denen am Stengel überein.

Die Ophiopogonoideen zerfallen in zwei anatomisch scharf geschiedene Gruppen, von denen die eine *Sansevieria*, die andere dagegen *Ophiopogon* und nach Schulze auch *Liriope* und *Peliosanthes* umfaßt.

Für *Ophiopogon* ist in erster Linie die Ausbildung von Hypodermstreifen charakteristisch; diese Hypodermstreifen bilden zunächst einen die Ober- und Unterseite bekleidenden subepidermalen Mantel, der anfangs geschlossen ist, später aber (zuerst an der Unterseite) sich in Längsbänder auflöst (Textfig. 14 *a b*). Diese so entstandenen Hypodermisstreifen lassen sich bei *Ophiopogon* bis gegen die Blattspitze hin (länger auf der Oberseite) verfolgen (Textfig. 14 *c d e*). Mächtiger sind diese Streifen bei *Ophiopogon japonicus* als *Jaburan*. Mit Rücksicht darauf, daß die Hypodermis geschlossene Bänder bildet, können die Spaltöffnungen naturgemäß nur in den davon freigelassenen Zwischenräumen, also ebenfalls

Fig. 14.



nur in Streifen auftreten, eine für *Ophiopogon* sehr charakteristische Tatsache. Die Hypodermiszellen sind langgestreckt, prosenchymatisch reich getüpfelt und niemals verholzt.

Die Epidermiszellen haben in Zusammenhang mit dem Auftreten von Hypodermiszellen einen verschiedenen Bau: Diejenigen Zellen, die unmittelbar über der Hypodermis liegen, haben sehr mächtige, zapfenförmig gegen die Radialwände vorspringende Cuticularschichten (Taf. VIII, Fig. 82); liegen jedoch keine Hypodermiszellen unter der Epidermis, so sind die Außenwände dieser viel schwächer, die Cuticularschichten bilden eine derbe, ziemlich stark gewellte Haut. Im Gegensatze zu *Ophiopogon Jaburan* zeigt die Spaltöffnungen führende Epidermis von *Oph. japonicus* noch eine weitere Eigentümlichkeit (Taf. VIII, Fig. 81, 79): Die Außenwand einer solchen Zelle ist wiederholt papillös vorgewölbt, so daß Längsreihen von Papillen entstehen, die sich besonders regelmäßig, meist zu 6, um die Stomata gruppieren. Die

Epidermen der Oberseite zeigen solche Differenzierungen gar nicht oder in viel geringerem Maße. Den Höhepunkt der Unregelmäßigkeiten in den Größenverhältnissen der Epidermiszellen über den Hypodermstreifen erreichen dieselben im Blattrand: Dort sind die Zellen bedeutend höher (Taf. VIII, Fig. 84), zahnartig ausgezogen, durchwegs stark cutinisiert, häufig durch zarte Querwände gefächert und bedingen durch ihre konstante Orientierung gegen die Blattspitze zu eine feine aber starre Zähnelung des Blattrandes.

Bei *Sansevieria* ist von solchen Bildungen keine Rede. Die Epidermiszellen von *Sansevieria fasciata* haben sehr mächtige, keilförmig gegen die zarten Radialwände vorspringende Cuticularschichten (Taf. X, Fig. 105) und eine bei starker Vergrößerung deutlich wahrnehmbare Einlagerung feiner Calciumoxalatkrystalle in die Außenwand (Taf. VIII, Fig. 80), eine Tatsache, die auf Beziehungen zu den Dracaenoideen hinweist. Ich habe zu diesem Zwecke auch *Dracaena fragrans* untersucht und dort ähnliche aber bedeutend größere Krystalle in der Epidermis gefunden (Taf. VIII, Fig. 77). Dieselben liegen nicht so dicht wie bei *Sansevieria* und sind schon bei schwacher Vergrößerung erkennbar. Auch hier ragen die Cuticularschichten weit gegen die Innenwände vor. Schulze führt für eine Reihe anderer *Sansevieria*-Arten Krystalle in der Epidermis an. Wir werden im weiteren Bau des Blattes noch weitere Beziehungen zwischen Ophiopogonoideen und Dracaenoideen finden.

Spaltöffnungen. Allgemein gesprochen sind die Spaltöffnungen durchwegs zarter und kleiner. Bei *Sanseviera* (Taf. X, Fig. 105) sind die Außenwände der Nebenzellen ganz besonders dick und legen sich wie an den Stengeln der *Smilax*-Arten nach Art eines Gewölbes um die kleineren etwas eingesenkten Schließzellen, während an den Blättern der *Smilax*-Arten die für ihre Stengel eigenartigen Bildungen zurücktreten. Bei *Rohdea japonica* kommen die Leistchen im Hinterhof an den Blättern nirgends vor. *Smilacina* und besonders *Polygonatum* haben eingesenkte Stomata. Noch deutlicher und unter gleichzeitiger Ausbildung einer deutlichen äußeren Atemhöhle liegen die Dinge bei *Luzuriaga* (Taf. VIII, Fig. 85), deren Stomata nach außen völlig geschützt sind und die Kommunikation mit der Außenwelt nur durch einen schmalen im Querschnitt vierseitigen prismatischen Kanal hergestellt wird. Der so sehr aberrante Typus der *Parideae* kommt an den Blättern infolge der von vorneherein gegebenen Dünnheit der Außenwände aller Epidermiszellen viel weniger zum Ausdruck. Doch lassen sich auch hier wie dort dieselben Bauprinzipien erkennen (vgl. p. 27 [423]). Obwohl *Luzuriaga* eingesenkte Spaltöffnungen hat, *Lapageria* aber nicht, lassen doch die beiden Spaltöffnungen große Übereinstimmung erkennen. Ja, beiden Gattungen kommt sogar dieselbe Rückbildungserscheinung zu, die in der Eindrückung und Vernichtung der einen Schließzelle durch Verdickung ihrer Bauch- und Rückenwände besteht.

Zum Vergleiche mit den stengelständigen Spaltöffnungen sollen auch hier einige Maßangaben folgen:

	Höhe zwischen den Hörnern	Breite	Länge	Höhe der der Epidermiszellen
Luzuriaga radicans	19 μ	16 μ	29 μ	58 μ
Lapageria rosea	29	22	44	
Polygonatum verticillatum	19	17	36	22 μ
Disporum pullum	24	29	73	
Aspidistra elatior	29	19	41	
Dracaena fragrans	25·6	17	34	24·5 μ

Verteilung der Spaltöffnungen an der Ober- und Unterseite. Alle Polygonateen haben nur an der Unterseite Spaltöffnungen. Diesem Verhalten schließen sich an: *Rohdea japonica, Paris* und *Trillium, Lapageria, Ophiopogon* und *Smilax*; *Aspidistra* dagegen, ferner *Convallaria, Reineckia, Sansevieria* und *Dracaena* tragen Spaltöffnungen an der Ober- und Unterseite, *Aspidistra* allerdings

oben spärlicher als unten, die anderen Gattungen beiderseits annähernd gleich häufig. Bei *Luzuriaga* treten sie, als einzigem Ausnahmsfall, an der morphologischen Oberseite auf, weil es hier wie bei vielen Phyllokladien zu einer Drehung um 180° gekommen, die morphologische Oberseite zur physiologischen Unterseite geworden ist. Spaltöffnungen an Blattstielen sind selten oder fehlen ganz.

Die Flächenansicht der Epidermiszellen. Während am Stengel die Epidermis ein Netz polygonaler, vorwiegend in einer (der Längs-) Richtung gestreckter Zellen darstellt, kommt es bei den Blättern namentlich dann, wenn dieselben eine breite Blattspreite haben, zur Ausbildung gewellter Seitenwände, so daß die Zellen mit ihren lappigen Ausbuchtungen mehr weniger tief ineinandergreifen. Von Einfluß auf das Gesamtbild sind ferner die Spaltöffnungen, die vielfach mit großer Regelmäßigkeit auftreten.

Bei *Polygonatum officinale* entsteht auf diese Weise ein Netzwerk diagonaler Reihen von Spaltöffnungen, die durch schwach gewellte Wände der Epidermiszellen miteinander verbunden sind. In allen vier Winkeln jeder rhombischen Epidermiszelle liegen Spaltöffnungen; im Gegensatze dazu sind zum Beispiel bei *Polygonatum verticillatum* die Spaltöffnungen immer in Längsreihen angeordnet (Taf. VIII, Fig. 83). Merkwürdig ist hier das häufige Auftreten isodiametrischer (in der Fläche kreisrunder) Zellen, die vielfach dort auftreten, wo wir aus dem Prinzipe der gleichmäßigen Verteilung heraus normalerweise Spaltöffnungen erwarten sollten. Es wäre immerhin möglich, daß eine Reihe von Spaltöffnungen aus inneren Gründen rückgebildet wird, indem sie nicht einmal mehr die Teilung der Mutterzelle mitmachen. In diesem Falle könnten wir auf die biologischen Verhältnisse schließen, unter denen die Vorfahren in früheren geologischen Epochen existiert haben. Mehr oder weniger gewellte und gelappte Radialwände finden sich bei *Majanthemum bifolium, Paris* und *Trillium, Lapageria* und den *Smilax*-Arten.

In allen Fällen gilt der Satz, daß durch das Auftreten der Spaltöffnungen stärkere Lappungen bedingt sind, diese also an der Unterseite stärker als an der Oberseite sind. Bei *Paris,* noch stärker aber bei *Majanthemum* (Taf. VIII, Fig. 87), werden die Radialwände dort, wo eine scharfe Biegung auftritt, leistenförmig verdickt. Solche Leisten, die als Strebepfeiler aufgefaßt werden müssen, finden sich besonders gerne an den Schließzellen der Spaltöffnungen in der Längsrichtung derselben und ragen dann weit in die Epidermiszellen vor. *Trillium recurvatum* ist schwächer gewellt als die übrigen *Parideae,* bei den *Smilax*-Arten ist der Grad der Wellung abhängig von der flächenförmigen Verbreitung der Blattspreite, demgemäß dieselbe stärker bei *Smilax syphilitica,* am wenigsten bei *S. sagittaefolia.*

Orientierung der Spaltöffnungen zu den Hauptdimensionen des Blattes. Die Längsrichtung der Spaltöffnungen stimmt in den meisten Fällen mit der der Blätter überein. Das gilt für die Polygonateen, Ophiopogonoideen und die Aspidistrineen. Bei den Parideen und Smilacoideen sind die Stomata ohne bestimmte Orientierung. Dieses Merkmal ist so durchgreifend, daß man schon am Flächenschnitt ein Blatt von *Majanthemum* von einem Vertreter der beiden letzten Gruppen sofort unterscheiden kann. Von den Luzuriagoideen nimmt nur *Lapageria* eine gewisse Sonderstellung ein, als die Spaltöffnungen mit einem bestimmten Winkel (etwa 30°) in ihrer Orientierung von der Längsrichtung des Blattes abweichen.

Das Mesophyll differenziert sich, von den Gefäßbündeln abgesehen, in ein Assimilationsgewebe, das an der Unterseite schwächer als an der Oberseite ist, und ein zwischen beide eingeschaltete Parenchym, das entweder ein Schwammparenchym oder ein Wassergewebe darstellt. Bemerkt sei schon jetzt, daß die Laubblätter in der Ausbildung eines möglichst vollkommenen Assimilationsgewebes hinter den Phyllokladien (namentlich der Gattung *Asparagus*) weit zurückbleiben.

Im einfachsten Falle (Polygonateen, *Convallaria, Reineckia*) besteht das Assimilationsgewebe aus 2, 3 Schichten annäherd isodiametrischer, ziemlich breiter aber kurzer, chlorophyllreicher Zellen, zwischen denen Durchlüftungskanäle auftreten. Mit Rücksicht darauf, daß zwischen den Assimilationszellen auch in den übereinander liegenden Zonen ein inniger Kontakt herrscht, ist der Ableitung keine genaue Bahn vorgezeichnet, die Assimilate wandern annähernd parallel mit der Oberfläche nach abwärts. Dieses Gewebe

geht (bei *Convallaria* allmählich, bei *Reineckia* unvermittelt) in ein großzelliges, farbloses ein- bis mehrschichtiges Wassergewebe über. Das Durchlüftungssystem ist an der Unterseite in Zusammenhang mit dem Auftreten der Spaltöffnungen stärker entwickelt. *Luzuriaga radicans* (Taf. VIII, Fig. 85) zeigt an der physiologischen Blattoberseite Zellen, die senkrecht zur Oberfläche gestreckt sind. Mit Rücksicht auf die geringe Zahl von Mesophyllzellagen (3) ist eine Differenzierung in ein farbloses Binnengewebe nicht vorhanden, alle Zellen führen annähernd gleichmäßig Chlorophyll. Die Blätter von *Rohdea* und *Aspidistra* sind bei gleicher Entwicklung des Assimilationsgewebes wie in den früheren Fällen durch eine reichlichere Durchlüftung und eine damit verbundene präzisere Ableitung der Assimilate ausgezeichnet. An der Oberseite von *Rohdea* finden sich 3—4 Schichten von Assimilationsparenchym, dessen Zellen in der Richtung senkrecht zur Längsausdehnung des Blattes bedeutend gestreckt sind; auch an Quer- und Längsschnitten ist dieses Prinzip deutlich zu erkennen; wie aus den Bildern hervorgeht, schalten sich die Intercellulargänge hauptsächlich in der Richtung der Stoffleitung ein, während senkrecht darauf nur vereinzelte Luftgänge auftreten. Eine gleiche Streckung wie im Assimilationsgewebe tritt auch in dem ein- bis zweischichtigen großzelligen Wassergewebe auf; die Durchlüftungswege der Blattunterseite schalten sich wieder hauptsächlich senkrecht zur Oberfläche ein, die Assimilationszellen dieser Seite erscheinen dadurch vielarmig und zeigen keine Streckung in der Querrichtung. Bei *Aspidistra* ist der Übergang des Assimilationsgewebes in das Wassergewebe weniger scharf. Für *Ophiopogon* gilt in weiterer Ausbildung dieses Typus die palisadenförmige Anordnung der ersten Reihe von Assimilationsgewebe, ferner die Beschränkung des Durchlüftungssystems auf die Richtung senkrecht zur Längsachse. *Sansevieria* ist ähnlich gebaut, nur fehlen an der Oberseite im Assimilationsgewebe die Intercellulargänge fast ganz.

S. fasciata und andere *Sansevieria*-Arten[1] besitzen aber außerdem ein reich entwickeltes Wassergewebe. Die Zellwände dieser annähernd isodiametrischen Zellen tragen nämlich äußerst zarte Celluloseleisten, die zweifellos große Ähnlichkeit mit Speichertracheiden haben (Taf. IX, Fig. 102, und die Abb. von H. Greilach). Doch sind diese Leisten ungemein zart, nicht verholzt und die Zellen unterscheiden sich in sonst gar nichts von den gewöhnlichen Mesophyllzellen; neben Zellen mit solchen Leisten liegen wieder andere, die derselben entbehren. Raphidenzellen sind im Grundgewebe verstreut, ihre Länge beträgt zirka 250 μ. Im Assimilationsgewebe finden wir allerdings wenig Anknüpfungspunkte an *Dracaena*. Überdies entbehrt *Dracaena* dieser Wasserspeicherzellen vollständig; dafür aber treten im ganzen Blattgewebe besonders reichlich an der Unterseite (Taf. IX, Fig. 89) Krystallschläuche auf, die mit zahllosen kleinen Krystallen aus Calciumoxalat erfüllt sind und, unmittelbar unter dem Assimilationsgewebe der Oberseite beginnend, sich fast bis an die Epidermis der Unterseite vordrängen. Ich erwähne diese Erscheinung deshalb, weil bei *Smilax* (siehe unten) im ganzen Mesophyll eine Menge von solchen Krystallen auftreten. — Die bisher noch nicht besprochenen Gattungen *Trillium, Paris, Lapageria* und *Smilax* zeichnen sich durch ein gemeinsames Merkmal aus: Das Assimilationsgewebe besteht (oft allerdings in sehr primitiver Ausbildung) aus Armpalisaden (Taf. VIII, Fig. 88); das Binnengewebe stellt ein Schwammparenchym dar. Die Armpalisadenzellen entstehen dadurch, daß die Membran nach innen vorgestülpt wird, indem sich die Durchlüftungsräume Platz schaffen und die Berührungsoberfläche der Assimilationszellen bedeutend vergrößern. Diese Lappenbildung beschränkt sich jedoch nicht nur auf die Radialwände, sondern erfolgt auch an den periklinen Wänden, so daß die Zellen im Querschnitte oft unregelmäßige und unbestimmte Konturen aufweisen. Werden die Falten so schmal, daß es zu einer Berührung und Verschmelzung der beiden Lamellen kommt, so erreichen wir den Typus, der am schönsten bei *Smilax*-Arten, so *Smilax syphilitica*, realisiert ist (Taf. VIII, Fig. 86): Die Intercellulargänge sind schmal und spärlich und von den Assimilationszellen ragen dicke und lange Membranleisten in deren Lumen vor. Wir haben ein typisches Armpalisadengewebe

---

[1] Vgl. Drabbe E., *Sansevieria guineensis* Willd. (Quart. Journ. Inst. Comm. Research Tropics, Liverpool Univ., II, 1907, p. 137—140 with plate).

H. Greilach, Zur Anatomie des Blattes von *Sanseviera* und über die *Sanseviera*-Faser, Österreichische botan. Zeitschrift, LI, 1901, p. 132.

vor uns. *Smilax aspera* und *S. sagittaefolia* schließen sich vielmehr dem ursprünglichen Typus (*Paris*, *Trillium* usw.) aus. Die Höhe der Zellen des Armpalisadengewebes ist verschieden, am höchsten sind sie bei *Smilax sagittaefolia*. Die Assimilationszellen sitzen sehr häufig Sammelzellen auf, an die sich dann eine dicke Schichte von Schwammparenchym anschließt. Chlorophyllreiche Zellen der letzteren Art sind es auch, welche das Assimilationsgewebe der Unterseite darstellen. Demgemäß sind die Flächenbilder der beiden Blattseiten auch im Assimilationsgewebe verschieden (*Lapageria rosea*). Das Durchlüftungssystem kann an der Unterseite als das herrschende bezeichnet werden. In anderen Fällen (*Smilax syphilitica*) sind die Intercellulargänge der Unterseite viel kleiner. (Die Polygonateengattung *Disporum* schließt sich im Bau des Assimilationsgewebes an *Paris* an, als auch hier schwache Armbildungen auftreten.)

R. Schulze, l. c., hat von diesen Bildungen keine Notiz genommen, obwohl die Bilder sehr auffallend sind und die Tatsache für einige systematische Gruppen konstant bleibt. Die Zellen des Mesophylls von *Smilax syphilitica* führen ausnahmslos Calciumoxalatkrystalle (Taf. VIII, Fig. 86). Diese finden sich somit auch im Assimilationsgewebe. Raphiden sind überall, meist in schmalen, langen Zellen vorhanden. In den Blattnerven der Blattunterseite tritt das Chlorophyll zurück und diese Zellen nehmen häufig collenchymatischen oder sklerenchymatischen Charakter an (vgl. hiefür Textfig. 13).

Verteilung und Verlauf der Gefäßbündel. Die Fibrovasalstränge, die als Blattspurstränge aus dem Zentralzylinder des Cauloms durch die Rinde in das Blatt ausbiegen, bestehen aus einer sehr variablen Anzahl. Bei *Paris quadrifolia* entsendet jedes der 4 Laubblätter 5 Stränge in den Stengel, von denen jedoch nur die beiden äußeren und der Medianus getrennt verlaufen, während die beiden anderen schon frühzeitig mit schon vorhandenen verschmelzen. Falkenberg (l. c.), der sich damit eingehend beschäftigt hat, gibt weiters an, daß die 4 medianen zwischen die 4 stärkeren aus dem Blütenstiel kommenden Bündel treten und den Kreis auf 8 ergänzen. Die Lateralstränge, die weniger tief in den Stengel treten, bilden einen äußeren Kreis. So regelmäßig wie hier liegen die Verhältnisse selten. In den meisten Fällen ist nicht ein bestimmter Nerv im Zentralzylinder als Medianus eines Blattes vorbestimmt, sondern erst nachträglich übernimmt einer der vielen Spurstränge, deren Zahl an den Blättern derselben Pflanze in verschiedener Höhe variabel ist, die Rolle eines solchen. Mit Rücksicht auf die Orientierung der Bündel im Stengel liegt in den Blättern der Hadromteil normalerweise oben, das Leptom an der Unterseite.

1. Die Gefäßbündel sind in den Blättern in einer Reihe angeordnet, ihre Symmetrieebenen stehen senkrecht zu den in den Blattflächen gezogenen Tangentenflächen. Zu diesem Typus gehören: die Polygonateen, Convallarieen, von den Aspidistrinen nur *Rohdea japonica*, die Parideen, Luzuriagoideen und Smilacoideen. Allerdings treten bei den *Smilax*-Arten die lateralen Bündel in bezug auf den Medianus unter einem spitzen Winkel geneigt auf, jedoch das gemeinsame Grundprinzip bleibt aufrechterhalten. Ferner sei erwähnt, daß die Blattstiele der meisten *Smilax*-Arten infolge ihrer Umbildung zu Ranken die Bündel annähernd in einem Kreise angeordnet haben.

2. Die Gefäßbündel treten zunächst in großer Zahl in den Blattstiel; ein mechanischer Ring wird wohl ausgebildet und erst in der Blattspreite kommt es nach Rückbildung der überflüssigen Bündel zu einer einreihigen Anordnung derselben, ihre Orientierung wie im Typus 1. Hieher gehört *Aspidistra elatior*.

3. Die Gefäßbündel treten einreihig auf, aber nur der Medianus, beziehungsweise allgemeiner: Der mittlere Nerv ist senkrecht zur Oberfläche orientiert, die äußersten lateralen Bündel liegen so, daß ihre Symmetrieebenen mit den Blattflächen annähernd zusammenfallen, alle übrigen nehmen eine intermediäre Stellung ein. Die Bedeutung dieser Tatsache für die systematische Verwertung spricht sich schon darin aus, daß dieser Typus unmittelbar vor dem nächsten erwähnt wird. Hierher gehören *Ophiopogon Jaburan* und *japonicus*. Über *Liriope* und *Peliosanthes*, die ich nicht untersuchen konnte, sagt Schulze nichts aus.

4. Die Zahl der aus dem Blattstiel aufsteigenden Bündel ist sehr groß; die Orientierung zunächst variabel. Zwischen den Bündeln laufen zahlreiche, isolierte Baststränge; die Orientierung der großen, für die Dorsiventralität entscheidenden Bündel stimmt mit *Ophiopogon* überein. In der Blattspitze treten die Bündel bei *Sansevieria* kreisförmig zusammen und bilden eine scharfe Spitze. Hieher gehören die Arten von *Sansevieria*, ferner die von mir untersuchte *Dracaena fragrans.*

Für alle 4 Typen gilt natürlich überdies, daß die einzelnen parallelen Nerven durch zahlreiche, kleine, oft senkrecht darauf gestellte Bündel miteinander verbunden werden (Queranastomosen).

Zum 1. Typus sei folgendes nachgetragen: Die Gefäßbündel tragen in den meisten Fällen Bastschienen, entweder vorwiegend auf der Leptomseite oder geschlossen um das ganze Bündel. Ein Mittelnerv ist bisweilen nicht deutlich ausgeprägt und ergibt sich dann aus der Lage am Punkte der stärksten Krümmung (*Rhodea japonica,* Textfig. 15). Im Gegensatze dazu besitzen die *Smilax*-Arten stets einen deutlichen Mittelnerv, der meistens aus einer größeren Anzahl von Gefäßbündeln zusammengesetzt ist, deren Bastscheiden dann häufig zusammenfließen. So besitzt *Smilax aspera* konstant 3 Bündel (Textfig. 16), *Sm. syphilitica* meist 5 Bündel, indem zwischen den größeren je ein kleines auftritt, *Sm. sagittaefolia* nur 1 Bündel im Mittelnerv.

Aus Textfig. 16 geht zugleich die eigentümliche Verteilung der Bündel hervor, die sich schon makroskopisch im Auftreten einiger weniger Hauptnerven (bei *Sm. aspera* und *syphilitica* zum Beispiel 3)

Fig. 15.

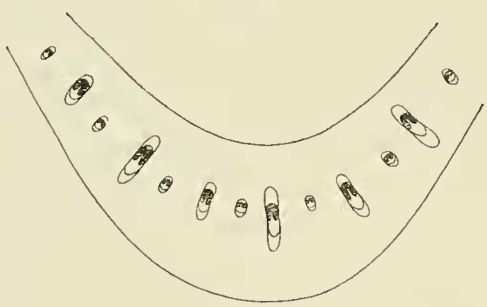
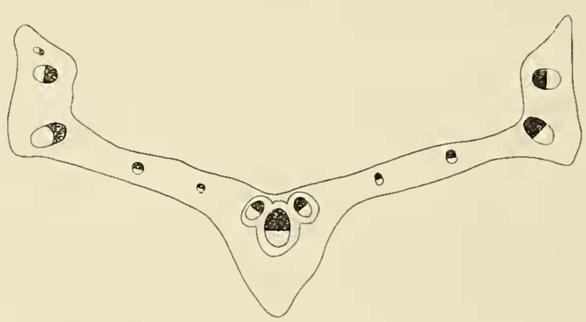


Fig. 16.



zu erkennen gibt. Hinter den beiden großen Seitennerven sind die Blattränder häufig nach aufwärts geschlagen und führen in diesen Abschnitten der Blattspreite einige größere Bündel. Wie schon oben erwähnt, sind die Blattstiele in Ranken umgewandelt.

Aus den beiden Textfig. 17 und 18, die sich auf zwei verschiedene Species beziehen, erhellt, daß die Bündel in den Blattstielen annähernd in einem Kreise stehen, das Leptom nach außen, das Hadrom nach innen kehren. Die Blattränder sind miteinander verwachsen. Die Auflösung der Ranke zur Blattlamina beginnt damit, daß an der Oberseite eine Rinne entsteht, die immer tiefer wird und die Bündel nach zwei Spreiten auseinanderlegt. Durch nachträgliche Verflachung wird die normale Blattgestalt hergestellt. [1]

Der Gefäßbündelverlauf von *Aspidistra* muß uns jedoch etwas ausführlicher beschäftigen. Das Blatt beginnt am Rhizom mit einem stengelartigen, fleischigen Stiel, in dem die Gefäßbündel in großer

---

[1] Anschließend daran möchte ich die Besprechungen der eigentlichen Ranken von *Smilax* einschalten, die paarweise (links und rechts) an den Blattstielen auftreten, deren morphologische Natur noch nicht aufgeklärt ist, nachdem die alte Ansicht, es wären Nebenblattranken, aufgegeben werden mußte (J. Wiesner und K. Fritsch »Organ und System der Pflanzen« 3. Aufl. 1909, p. 82).

Die Ranken zeigen durchwegs einen sehr mächtigen Zentralzylinder, der der Hauptsache nach aus echten Bastzellen gebildet wird; nur im Zentralteil liegt verholztes Markparenchym vor. Die wenigen Gefäßbündel zeigen nirgends die großen Gefäße wie im Stengel. Bei *Smilax aspera* lassen sich Hadrom und Leptom auch in alten Ranken noch deutlich unterscheiden, bei *Smilax sagittaefolia* dagegen sind die Mestomstränge vielfach rückgebildet, gebräunt und funktionslos geworden. Häufig kommt es dabei zu Zerreißungen der Wände und Bildung von Hohlräumen. Die Rindenparenchymzellen sind durchwegs verholzt und schließen mit ihren Holzlamellen direkt an die Cuticularschichten der Epidermiszellen, über die eine stark gewellte Cuticula läuft. Spaltöffnungen habe ich keine gefunden. Leider stand mir nur altes Material zur Untersuchung zur Verfügung.

Zahl und in mehreren Reihen nach aufwärts laufen (Textfig. 19 *a*). Die größten Gefäßbündel ordnen sich in einem weiten Bogen an der Unterseite an, während kleinere das ganze »Mark« erfüllen.

Natürlich ist jetzt der Begriff Unterseite noch nicht sofort festzustellen. Denn alle großen, peripheren Bündel kehren die Leptomseite nach außen, das Hadrom nach innen und nur an einer Stelle findet sich

Fig. 17.

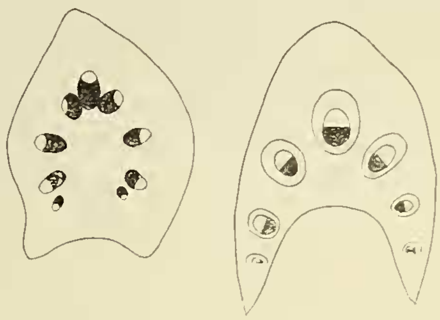
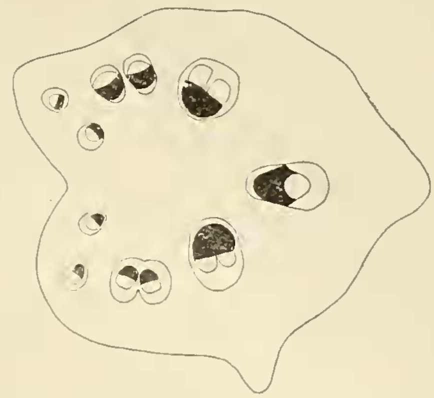
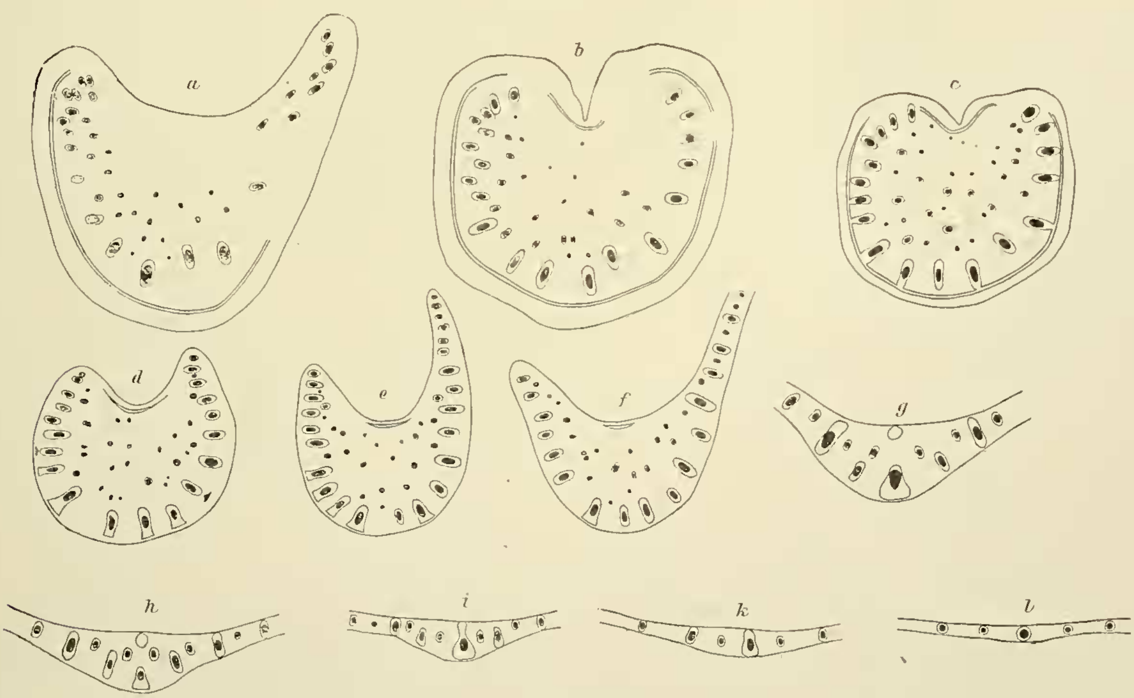


Fig. 18.



eine rinnenförmige Einbuchtung, von der aus sich durch weitere Entfaltung der Blattfläche die Oberseite entwickelt. An dieser Vertiefung finden sich keine Gefäßbündel und alle kleineren zentralen Bündel ordnen sich wie in einem Caulom [1] im gleichen Sinne wie die peripheren. Gleichzeitig mit der regelmäßigen

Fig. 19.



Gruppierung der Stränge entwickelt sich in einer Entfernung von zirka 5—8 Zelllagen von der Epidermis ein mechanischer Ring, dessen Zellen zunächst collenchymatisch sind, sich aber bald zu echten Bastfasern differenzieren, die nur zwei Lagen umfassen und ungemein scharf gegen Rinde und Mark abgegrenzt sind. Geschlossen ist dieser Ring nie. Er bildet an der präformierten Oberseite (der Einbuchtungsstelle) einen Strang, der immer sehr deutlich ist und dessen Zellen sich bald unmittelbar an die Epidermis anlegen, zu beiden Seiten derselben aber ist der Ring durch indifferentes Parenchym unterbrochen und

[1] Nur sind im Caulom die größten Bündel zentral, die kleinsten peripher gelagert.

setzt sich erst jenseits davon, die ganze Unterseite umfassend, deutlich fort. Die Gefäßbündel streben mit Ausnahme der Dorsalseite, die davon frei bleibt, alsbald dem Bastringe zu und verschmelzen mit ihren Bastscheiden mit demselben, so daß der Anteil der ursprünglichen Scheide und des mechanischen Ringes am ventralen Bastbelag nicht mehr auseinander gehalten werden kann. Sodann löst sich der mechanische Ring zwischen den Bündeln auf; diese streben immer mehr der Epidermis zu, an die sie sich früher oder später direkt anlegen. Die Zahl der kleinen, markständigen Gefäßbündel wird alsbald völlig reduziert, die Bastplatte der Dorsalseite verwandelt sich sukzessive in einen Bastzylinder, der genau dem Mittelnerv gegenüber zu liegen kommt. Die großen Bündel bilden schließlich dann, wenn sich das Blatt völlig verflacht hat, die Hauptnerven, während die Zwischennerven aus ursprünglich markständigen Bündeln hervorgegangen sind, die schließlich in dieselbe Ebene wanderten, in der die großen Bündel liegen. Dann verschmilzt die Dorsalplatte mit der mechanischen Scheide des Medianus zu einem soliden, zwischen den beiden Epidermen gelegenen Mittelnerven (Textfig. 19 *h—l*). Falkenberg (l. c.) erwähnt, daß sämtliche Gefäßbündel bei *Aspidistra* von gleichem Werte sind, indem sie aus dem Blattstiel in den Zentralzylinder des Stammes eintreten, ohne sich längere Zeit in der Rinde aufzuhalten, und die den Palmentypus in reinster Form darstellen. S. Schwendener rechnet in seinem »Mechanisches Prinzip...«, l. c., p. 82, die Blattstiele von *Aspidistra lurida* zum 2. System (»der inneren Träger, die Bastbeläge berühren die Epidermis nicht, sondern sind durch chlorophyllführende Zellen von derselben geschieden«), und zwar zum 7. Typus »unterbrochener Ring mit nach innen vorspringenden Rippen«. Er schließt somit diesen Fall unmittelbar den Stammorganen mit Bastring an. Die Blätter (Lamina) rechnet Schwendener dagegen in seinen 6. Typus.

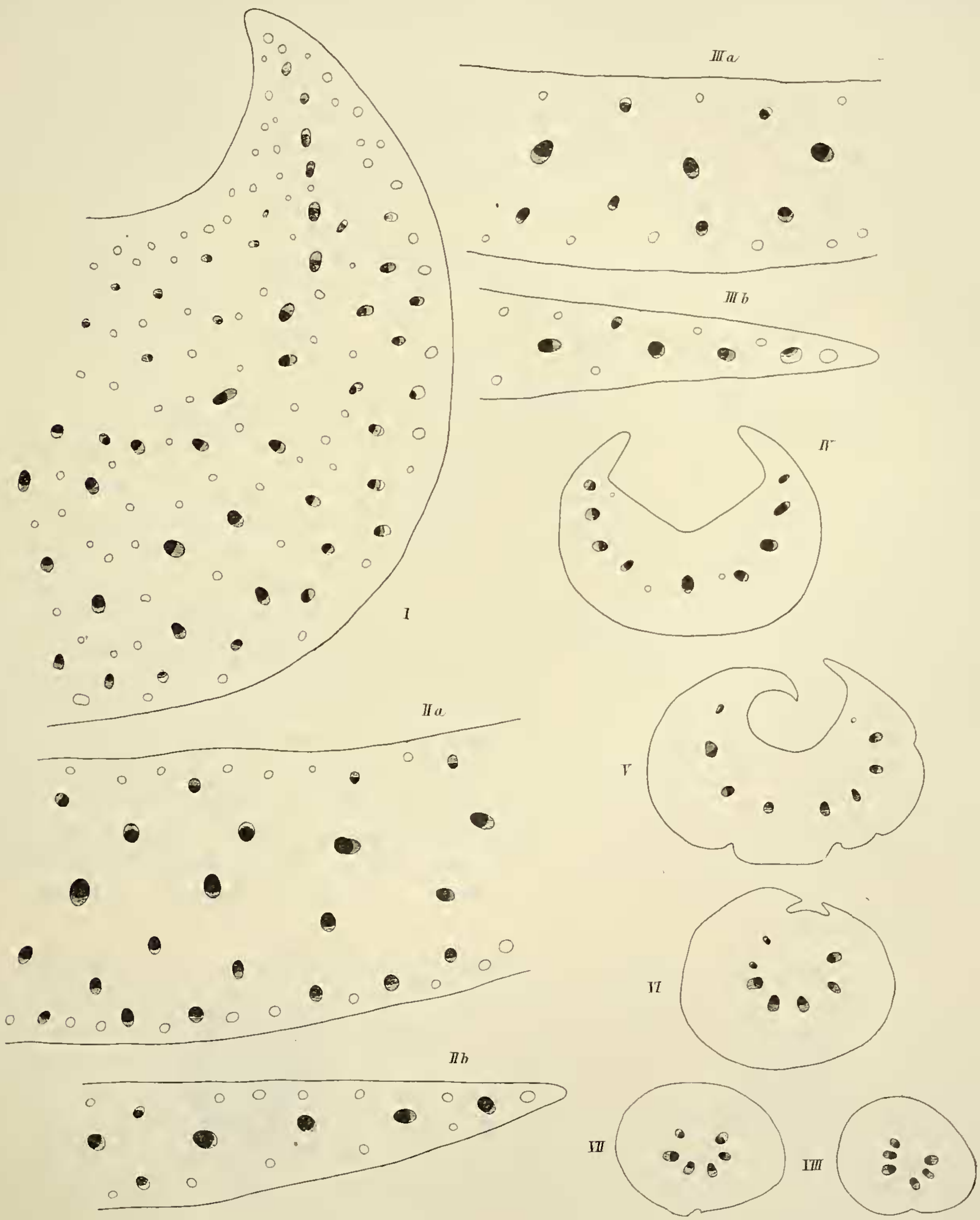
Ophiopogon vorläufig übergehend, will ich nun den Gefäßbündelverlauf von *Sansevieria* (Textfig. 20) besprechen. Auch hier beginnen die Laubblätter fast stengelartig und dickfleischig und sind die Bündel am Querschnitte in großer Zahl verstreut vorhanden. Doch ein Blick ins Mikroskop lehrt, daß hier die Dinge ganz anders liegen, an einen auch entfernten Vergleich mit *Aspidistra* gar nicht zu denken ist.

Ober- und Unterseite sind von Anfang an schon ausgebildet. Die Bündel liegen zerstreut, und zwar die größten zu innerst (von einem Mark kann man nicht sprechen) kleinere Bündel der Peripherie genähert (Textfig. 20, I). Die Orientierung der Bündel ist allgemein so, daß die Hadromseite der ventral laufenden Bündel nach oben oder innen gerichtet ist, während kleine dorsal laufende Bündel ihr Leptom nach außen (zur morphologischen Oberseite) kehren. Während bei *Aspidistra* trotz der großen Zahl von Bündeln, deren Symmetrieebenen immer zu den Tangentenflächen in den betreffenden Schnittlinien der Epidermen senkrecht standen, nehmen dieselben hier sehr verschiedene Lagen ein: Die Symmetrieebenen erscheinen in der Weise gedreht, daß der Winkel, den die beiden Ebenen (Symmetrieebene und Tangentialebene) an der Ventralseite auf der dem Medianus zugekehrten Seite miteinander einschließen, immer größer wird, je mehr wir uns dem Blattrande nähern und schließlich in bezug auf das äußerste (randständige) Bündel nahezu den Wert von 180° erreicht, die beiden Ebenen also fast parallel laufen. Die kleinen dorsalen, zu den ventralen im allgemeinen entgegengesetzt orientierten Bündel zeigen in ihrer Lage zueinander noch größere Variabilität, da ihrer Lage mehrere Zentren zu entsprechen scheinen. Für die großen Bündel, deren allgemeine Orientierung zu den Blattflächen oben gegeben wurde, gilt im allgemeinen der Satz, daß ihre Symmetrieebenen einander an der Oberseite schneiden, wobei die Symmetrieebenen der äußersten Bündel die des Medianus zuerst schneiden, während sie an der Unterseite divergieren. Zwischen den Bündeln liegen nun in ziemlich regelmäßiger Anordnung Bastbündel, deren größte (aus mechanischen Gründen gerechtfertigt!) an der Unterseite auftreten. Verfolgen wir die Bilder auf Querschnitten aufwärts, so bleiben die peripheren Bündel allmählich aus (II, III, IV), und außer den stärkeren ventralen bleiben konstant einige dorsale erhalten, die sich bis weit hinauf noch verfolgen lassen. Die isolierten Bastbündel werden schließlich reduziert. Gehen wir jedoch acropetal weiter, so krümmen sich die Blattspreiten nach oben, die Bündel sind am Querschnitte sichelförmig angeordnet (V). Schließlich krümmen sich die Ränder gegeneinander, die Dorsalseite wird auf eine kleine Rinne reduziert, die endlich auch verschwindet (VI, VII), und in der äußersten Blattspitze haben wir die Bündel in einem Kreise angeordnet (VIII). Die ganze

Außenfläche entspricht nunmehr der ursprünglichen Blattunterseite. Auch die Niederblätter zeigen, was hier erwähnt sein mag, ein gleiches Verhalten in der Ausbildung der Blattspitze.

Es erscheint am Platze, zum Vergleiche damit *Dracaena fragrans* heranzuziehen. Die Blätter beginnen bei *Dracaena* (Textfig. 21) allerdings nicht so dick und fast stielrund, sondern sind vielmehr

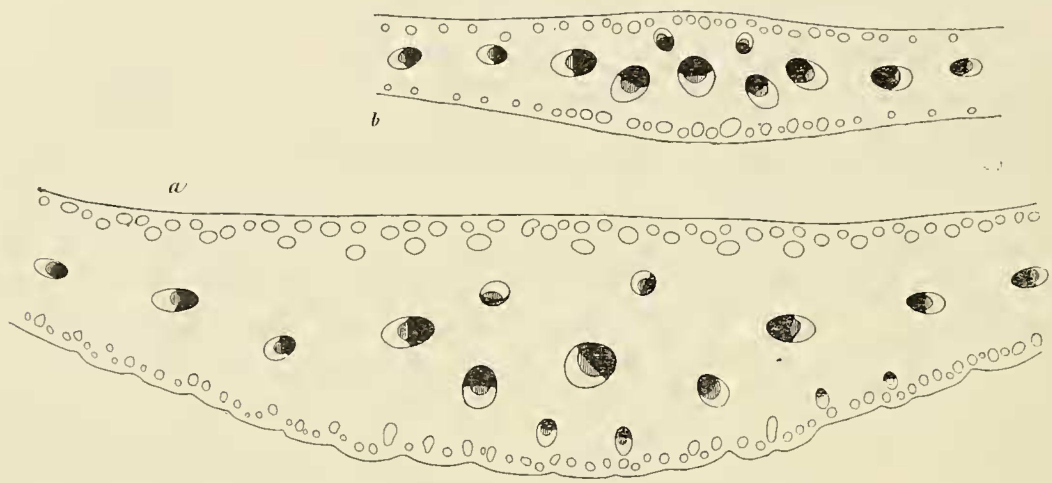
Fig. 20.



abgeflacht, doch wird auch hier die Mittelrippe von einer größeren Anzahl von Bündeln gebildet, das heißt in der besagten Zone des Blattes bilden die Bündel mehrere Ebenen; die meisten wenden das Hadrom nach der Oberseite zu, nur einige kleine Bündel der Dorsalseite sind entgegengesetzt orientiert. Die Bilder

stimmen in dieser Hinsicht und namentlich mit Bezug auf die Schrägstellung der lateralen Bündel vollständig mit *Sansevieria* überein. Während aber bei *Sansevieria* die Bastrippen am ganzen Querschnitt verstreut waren, beschränken sie sich hier auf die beiden subepidermalen Zonen; in der Einzelentwicklung sind sie mächtiger an der Oberseite, schwächer an der Unterseite, wo jedoch die starken Bastschienen an der Leptomseite der Gefäßbündel das scheinbare Mißverhältnis korrigieren. Später überwiegen an Mächtigkeit, wenigstens in der Region der Mittelrippe, die Bastbündel der Unterseite. Die

Fig. 21.



beiden dorsalen Gefäßbündel, die entgegengesetzt orientiert sind, bleiben wie bei *Sansevieria* lange erhalten.

Und *Ophiopogon? Ophiopogon* zeigt, wie in der Übersicht schon angeführt wurde, einen einfachen Typus, der für den rein deskriptiv-anatomisch arbeitenden Botaniker vor den letzten, eben besprochenen Typus gestellt werden muß. Für uns aber ist besonders die Lage der Gefäßbündel interessant, da hier die phylogenetische Betrachtung einzusetzen hat. Die Blätter von *Ophiopogon* stellen nach meiner Ansicht nicht einen einfachen, primären, sondern einen vereinfachten, rückgebildeten Typus dar; von den Gefäßbündeln sind alle, die nicht mit den großen ventralen Bündeln in eine Reihe zu bringen waren, also auch die dorsalen, vollständig verschwunden, nur die ersteren mit ihrer so charakteristischen schrägen Orientierung sind erhalten geblieben. Die Bastrippen, die isoliert auftraten, sind bei *Ophiopogon* vollständig verschwunden. Aber es wird erinnerlich sein, daß bei den *Ophiopogon-*, *Liriopa-* und *Peliosanthes*-Arten Hypodermisstreifen auftraten, die unwillkürlich an die Bastbündel erinnern. Und dieser Vergleich ist um so eher statthaft, als die Hypodermiselemente bastähnlich sind, wenn sie nicht vielleicht teilweise wenigstens echte Bastfasern darstellen.

Wir haben hier also eine im systematischen Teile noch zu behandelnde phylogenetische Reihe vor uns. Wenn es Schulze auch als »verkehrt« bezeichnet, etwa aus dem Auftreten isolierter Bastfasern auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *Sansevieria* und *Dracaena* schließen zu wollen, so muß doch dieses Kriterium in Verbindung mit der Schrägstellung der Gefäßbündel, dem Auftreten von Krystallen in der Epidermis im positiven Sinne ausschlaggebend werden. Wie gesagt, ist es notwendig, die Blätter aller Dracaenoideen auf ihren anatomischen Bau zu untersuchen, um den Anschluß der Ophiopogonoideen an richtiger Stelle vornehmen zu können. Die Antwort auf die Frage, wieso denn überhaupt die Schiefstellung der Symmetrieebenen der Gefäßbündel erklärt werden kann, ist schwer zu ermitteln. Es macht den Eindruck, als wären Bündel wie bei den Phyllokladien, denen manchmal auch unregelmäßige Orientierung zukommt, aus einem Ring lateral ausgewandert. Daß namentlich den dorsalen Bündeln manchmal mehrere Zentren zugesprochen werden müssen, kompliziert die Sache noch mehr. Ich habe weder selbst an Serienschnitten den Austritt der Bündel aus dem Rhizom beobachtet, noch Anhaltspunkte in der Literatur

gefunden, glaube aber, daß es sich um ein phylogenetisches, nicht näher erklärbares Merkmal einer Pflanzengruppe handelt.

Bau der Gefäßbündel. Die Bündel zeigen im Blatte geringere Variationsweiten: namentlich gilt die Tatsache, daß Leptom und Hadrom einfach aneinandergrenzen, ohne daß das Leptom vom Hadrom teilweise umscheidet und eingeschlossen wäre; auch die Gefäße zeigen keine solchen Größenverschiedenheiten, wie etwa im Stengel von *Asparagus* usw.

Im einfachsten Falle finden wir auch gar keine Schutzscheiden vor; das Leptom zeigt an seiner Außenseite bisweilen recht deutliche Collenchymbildungen in der Umgebung der Cribralprimanen. Hieher gehören: *Majanthemum, Smilacina, Polygonatum multiflorum, officinale* und *verticillatum,* ferner *Paris* und *Trillium.* Die wasserleitenden Elemente zeigen dieselben Typen wie im Stengel. Die Bastscheiden, beziehungsweise solche anderer, physiologisch gleichwertiger Elemente umgeben die Bündel entweder vollständig (*Luzuriaga, Lapageria,* Textfig. 13, p. 44 [440], *Aspidistra, Ophiopogon* und *Smilax*), oder sie bilden nur Schienen, welche entweder auf der einen oder auf beiden Seiten verlaufen; nur das Leptom schützen sie bei *Sansevieria, Dracaena,* Leptom und Hadrom begleiten sie bei *Disporum, Convallaria Reineckia, Rohdea.* Speziell besprochen seien in folgendem einige interessante Bildungen: die Gefäßbündel von *Rohdea japonica* (Taf. X, Fig. 110) sind ungemein schmal und plattenförmig. Die Gefäße und Tracheiden sind zu zwei deutlichen parallelen Strängen angeordnet, die entweder V-förmig zusammenschließen oder offen bleiben und dann durch Hadromparenchym verbunden werden. Das Leptom ist ungemein stark collenchymatisch, so daß am Querschnitt große Celluloseplatten auftreten; im Sinne der Streckung treten dorsal und ventral mächtige Bastschienen auf, deren Elemente ungemein scharf gegen das Grundgewebe abgesetzt sind. Die Gefäßbündel von *Dracaena* und *Smilax* unterscheiden sich von den bisher besprochenen Pflanzen dadurch, daß Bastzellen aus der Bastscheide in das Leptom einwandern und dasselbe in mehr oder weniger gesonderte Stränge zerlegen. Für *Dracaena* beobachtete ich zwei Bastbrücken, so daß neben einer zentralen Hauptmasse des Leptoms 2 kleine Seitenstränge auftreten. Ferner wird das Hadrom, dessen äußere Gefäße den größten Durchmesser haben, überdies von Bastzellen überlagert, so daß Hadrom und Leptom vollständig getrennt sind. Bei *Smilax* sind die Bilder je nach der Species verschieden: *Smilax syphilitica* (Textfig. 22) zeigt in der Mittelrippe (die lateralen Bündel sind durchwegs einfacher) Gefäßbündel, deren Leptom durch eine zwischengelagerte Bastbrücke in 2 getrennte Zylinder zerlegt wird. Das Hadrom von *Sm. syphilitica* besteht aus zahlreichen kleinen Gefäßen und Tracheiden, während bei *Sm. aspera* außerdem auch große Gefäße auftreten.

Am Schlusse möchte ich noch Veränderungen besprechen, die im Leptom von *Convallaria, Aspidistra* und *Ophiopogon* auftreten und auf die sich (Taf. IX, Fig. 95), Textfig. 23, und die Fig. 4, p. 102, in

Fig. 22.

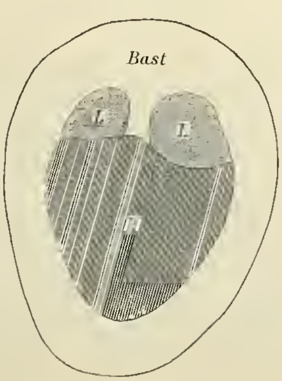
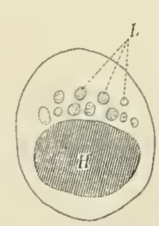


Fig. 23.



L = Leptom.
H = Hadrom.

Kny, l. c., beziehen. Auf Querschnitten erscheint das Leptom (bei *Convallaria* am wenigsten) durchwegs verholzt. Hinreichend dünne Querschnitte lehren jedoch, daß zartwandige, unverholzte Zellen (Siebröhren)

in ein dichtes Netz mechanischer, verholzter Zellen eingesprengt sind (Taf. IX, Fig. 95). Ebenso Textfig. 23 für *Ophiopogon Jaburan.* Die Zellen der Scheide sind prosenchymatisch (echte Bastzellen) und gehen allmählich in die parenchymatischen reich getüpfelten Zellen im Leptom über. Daß die Zellen keine Bastzellen sind, ist klar und die in der Literatur vertretenen Anschauungen gehen dahin, daß wir in ihnen wahrscheinlich veränderte Geleitzellen vor uns haben, während die Siebröhren unverändert geblieben sind, wofür wohl auch die Verteilung am Querschnitte spricht. Bei *Convallaria* haben wir gewissermaßen erst das Anfangsstadium, als im Leptom vereinzelt mechanische Zellen auftreten, die kaum eingewandert, sondern aus dem Leptom selbst hervorgegangen sein dürften. Nach Schulze durchzieht bei *Dracaena densifolia* ein Netzmaschenwerk das Leptom am Querschnitt, während ich bei *D. fragrans* nur 2 Bastbrücken beobachtet habe. Ferner schließen sich nach seinen Angaben dem Typus *Aspidistra, Ophiopogon* usw. noch an: *Peliosanthes, Liriope, Speirantha, Aletris,* wie wir sehen, Vertreter verschiedener Unterfamilien und Tribus, weshalb dieses Merkmal kaum ausgedehnt verwendet werden darf. Interessant ist es immerhin, daß *Peliosanthes* und *Liriope* mit *Ophiopogon* übereinstimmen, während nur *Sansevieria* von diesem Typus ausscheidet. Schulze bringt in seiner Arbeit (p. 329) eine übersichtliche Zusammenstellung des Leptombaues bei den Liliaceen, auf die hier verzichtet sein mag.

II. Rudimentäre Laubblätter.

Mit Rücksicht darauf, daß bei den Asparageen die Achselsprosse (Phyllokladien) zu Assimilationsorganen geworden sind, ist diese Funktion bei den Laubblättern überflüssig geworden, sie wurden rückgebildet. Diese Rückbildungserscheinungen erfaßten naturgemäß alle Organe des Blattes. Porsch (l. c.) hat sich nur mit dem Spaltöffnungsapparat eines Vertreters (*Ruscus hypoglossum*) beschäftigt und die Rückbildungen mitgeteilt. Im folgenden sollen aber, soweit sich Besonderheiten ergeben, alle Gewebesysteme berücksichtigt werden.

In jedes Laubblatt von *Asparagus officinalis* (wie auch anderer *Asparagus*-Arten) zieht nur ein einziger Fibrovasalstrang, während in den phylogenetisch noch jüngeren Laubblättern der *Ruscus*-Arten eine größere Zahl von Gefäßbündeln auftritt. Der Grad der Rückbildung ist sehr verschieden: Ziemlich unverändert sind die Bündel der *Ruscus*-Arten. Jedes Bündel besteht aus einem deutlich entwickelten Hadrom und einem zartwandigen Leptom, beide umgeben von einem starken, verholzten mechanischen Ring, der scharf gegen das Mesophyll abgegrenzt ist. Demgegenüber ist der nur in der Einzahl vorhandene Fibrovasalstrang bei *Asparagus* viel weiter rückgebildet und verändert worden. Eine Unterscheidung von Leptom und Hadrom ist nicht mehr möglich, die kleinzelligen Elemente des Leitbündels sind stark gebräunt und von unregelmäßigen Collenchymplatten durchzogen. Eine Grenze gegen das Mesophyll ist nicht gegeben, da von einem mechanischen Ringe nichts zu erkennen ist. Auch das Mesophyll zeigt vielfach collenchymatische Verdickungen. Raphidenbündel finden sich in vielen Zellen. Die übrigen *Asparagus*-Arten weichen von dem für *A. maritimus* gegebenen Verhalten nicht wesentlich ab. Die Epidermiszellen bilden eine Lage an der Ober- und an der Unterseite, die gegen das subepidermale Gewebe nicht scharf gesondert ist, da die Epidermiszellen verschieden hoch sind, Zellen des subepidermalen Gewebes in das Niveau der Epidermis hinaufragen, anderseits Zellen der letzteren wieder in das darunterliegende Gewebe hinabsteigen. Bei den *Ruscus*-Laubblättern sind die Epidermiszellen durchwegs cutinisiert, alle Wände sind gleich dick und auch das anschließende Mesophyllgewebe zeigt denselben Bau wie die Epidermiszellen, so daß letztere nicht scharf vom ersteren getrennt werden können. Im Gegensatze dazu bleiben die Epidermiszellen der *Asparagus*-Laubblätter meist dünnwandig, bilden unregelmäßige Konturen, lokale Verdickungen und sind durchwegs gebräunt. Die Chlorzinkjodreaktion färbt die Wände aller Zellen (auch des Mesophylls) bei *Asparagus* und *Ruscus* braun, was auf eine allgemeine Cutinisierung schließen läßt.

Für die phylogenetische Betrachtung bietet der Bau der Spaltöffnungen sehr wertvolle Anhaltspunkte. Bei den *Asparagus*-Arten treten sie im allgemeinen spärlich auf, sind großenteils funktionsfähig,

teilweise rückgebildet (Taf. IX, Fig. 104). Bauchwände mäßig verdickt, Cuticularleisten deutlich, Rückenwände dünn. Hautgelenke sind bei der Zartheit der Außenwände überflüssig. Die Konturen in der Fläche sind unregelmäßig. Interessanter und mannigfaltiger sind die Rückbildungserscheinungen im Spaltöffnungsapparat der drei *Ruscus*-Arten. Die Stomata sind trotz der Kleinheit der Blätter noch sehr zahlreich und über die ganze Unterseite verteilt. Die normalen Spaltöffnungen sind im Bau nicht viel von denen am Stengel verschieden: Die Schließzellen sind kleiner, die Spaltöffnungen scheinen etwas emporgehoben, die Bauchwände sind mäßig verdickt, Hautgelenk vorhanden. Bisweilen besitzen die Spaltöffnungen sehr kleine Schließzellen, ohne innere Cuticularleisten und ohne Hautgelenke in den Nebenzellen (Taf. IX, Fig. 100). Die Lumina der Schließzellen sowie der Epidermis- und angrenzenden Mesophyllzellen sind übrigens mit feinen Körnchen erfüllt, die an den Wänden auftreten und deren histologischer und chemischer Charakter in ihnen dieselben faserkörperähnlichen Bildungen erkennen läßt, die uns beim Epiblem (p. 13 [409]) beschäftigt haben. Bezüglich der weiteren Rückbildungen möchte ich folgendes mitteilen: *Ruscus aculeatus* besitzt den größten Prozentsatz funktionsfähiger Spaltöffnungen. Reduktionen kamen hauptsächlich in dem Sinne vor, daß die Zentralspalte vernichtet wurde, indem die hinteren Cuticularhörner zu einer einheitlichen Leiste verwachsen sind. Weit höher ist die Zahl der funktionslos gewordenen Spaltöffnungen bei *Ruscus hypoglossum* (Taf. IX, Fig. 93). Entweder bleibt die Zentralspalte erhalten, die Wände (auch die Rückenwände) werden so verdickt, daß jeder Bewegungsmechanismus aufhören muß, oder die eine Schließzelle ist zerdrückt, die Zentralspalte verschwunden und dergleichen mehr.

Ruscus hypophyllum zeigt die weitestgehende Reduktion: Zentralspalten sind fast nirgends mehr erhalten, entweder bleibt die Entwicklung auf dem ersten Teilungsstadium stehen oder die eine Schließzelle entwickelt sich normal, die zweite fehlt vollständig (Taf. IX, Fig. 94) oder es treten andere Verzerrungen auf, die ein Funktionieren ausschließen. — Anschließend an diese Betrachtungen möchte ich auf die Tatsache hinweisen, daß die Rückbildungen der Stomata am Laubblatt und am Rhizom ziemlich gleichen Schritt halten (s. p. 17 [413]); daß wir also aus der Kombination beider Erscheinungen auf die phylogenetische Reihenfolge schließen können, nach welcher *Ruscus aculeatus* als das jüngste, *hypoglossum* als ein älteres, *hypophyllum* als das älteste Glied zu gelten hat, in dem die Reduktionen am frühesten eingesetzt haben, demzufolge am weitesten vorgeschritten sein mußten.

Es ist eigentlich selbstverständlich, daß die Rückbildung der Laubblätter und die morphologische Umgestaltung der Caulome zu blattähnlichen Phyllokladien gleichen Schritt gehen. Unter Hinweis auf das von den Phyllokladien Gesagte genügt es festzustellen, daß die Laubblätter der noch jugendlichen *Ruscus*-Arten die größte Ursprünglichkeit bewahrt, die ältesten Typen dagegen wie *Asparagus*, deren Phyllokladien die höchste Entwicklung zeigen, in den Stätten ehemaliger Assimilationstätigkeit die weitestgehende Rückbildung erfahren haben.

Die Niederblätter.

Die Niederblätter zeigen eine sehr große Mannigfaltigkeit; dieselbe besteht darin, daß dieselben entweder der einen Hauptfunktion, die mechanische Festigkeit der von ihnen bedeckten Knospen und cambialen Gewebe zu erhöhen, angepaßt sind (zum Beispiel *Asparagus*) oder daß sie, um das zweite Extrem heranzuziehen, die Laubblätter ausgiebig in ihrer Assimilationstätigkeit unterstützen (*Sansevieria*, *Aspidistra*) und demgemäß auch laubblattartig entwickelt sind. Die meisten Niederblätter nehmen jedoch eine intermediäre Stellung ein, wie aus dem beschreibend anatomischen Teil dieses Abschnittes hervorgehen wird. Leider hatte ich nicht Gelegenheit, die Niederblätter aller Pflanzen zu untersuchen, so daß mir ein diesbezügliches Urteil namentlich über die Vertreter der letzten Unterfamilien abgeht.

D a s N i e d e r b l a t t der *Asparagus*-Arten. Die Gründe, warum diese Niederblätter herausgegriffen und gesondert besprochen werden, ergeben sich unmittelbar aus gewissen Eigentümlichkeiten, die dem intercalaren Aufbau zu dienen scheinen, für Liliaceen aber meines Wissens noch nicht beobachtet wurden. Die

Epidermis der Unter- (Außen)seite besteht meistens aus höheren Zellen als die der morphologischen Oberseite. Die Mittellamellen aller dieser Zellen sind stark cutinisiert, beziehungsweise verkorkt und ringsum lagern sich gleichmäßig Celluloseschichten an. Besonders schön lassen sich die Tatsachen an *A. officinalis* (Taf. IX, Fig. 91) beobachten. In sehr vielen Fällen, wie auch hier, geht dieser Umbildungsprozeß weiter und sonach finden sich an der Ober- und Unterseite 2—3 Schichten von Zellen mit verkorkten Mittellamellen und angelagerten Celluloseschichten. Jedoch verhält sich nicht das ganze Blatt in seiner ganzen Ausdehnung gleich; spitzenwärts treten die Celluloselamellen zurück und wir haben nur mehr die verkorkten Mittellamellen, beziehungsweise genauer gesagt, Suberinlamellen, die sich den primären Membranen angelagert haben (Taf. IX, Fig. 98). Spaltöffnungen treten an der Unterseite ziemlich häufig auf, doch sind sie nur in wenigen Fällen funktionsfähig (*A. officinalis, acutifolius*). Mit Rücksicht darauf, daß die Celluloselamellen in den den Schließzellen benachbarten Epidermiszellen auch den Rückenwänden der Schließzellen sich anlagern, wird die Bewegungsmöglichkeit vollständig aufgehoben; daß diesen Stomaten doch eine gewisse Bedeutung für die Transpiration, wenigstens eine kurze Zeit hindurch zukommen mußte, dafür spricht die relative Dünnheit der periklinen Wände der unmittelbar darunter liegenden Zellen. Daneben kommen auch normale Spaltöffnungen mit kleinen, emporgehobenen Schließzellen vor, so bei *A. maritimus* und anderen.

Das Mesophyll ist dünnwandig, relativ großzellig, von Raphidenzellen durchzogen und, abgesehen von den spezifisch mechanischen Einrichtungen, in einigen Fällen, so bei *A. maritimus* auch collenchymatisch verdickt.

Die Gefäßbündel, wenn man überhaupt noch von solchen reden kann, sind völlig verändert. Dort, wo wir die Bestandteile von Mestomsträngen erwarten sollten, liegen Gruppen von Sklereiden, die vereinzelt (Taf. IX, Fig. 91) noch einige wenige dünnwandige Zellen umschließen, die wir wohl als Reste von Leitelementen auffassen müssen. Die Sklereiden sind parenchymatisch bis prosenchymatisch, reich getüpfelt und von einer stark lichtbrechenden gelben Masse erfüllt, die uns schon in den Rhizomen begegnet ist. Mit Rücksicht darauf, daß die gelben Massen im Rhizom nur in den Tracheiden der den Niederblättern zustrebenden Bündel auftraten, ferner, daß die Zellen schon im Rhizom auffallende Verdickung ihrer Wände aufwiesen, sind wir einigermaßen berechtigt, in den Sklereiden teilweise wenigstens umgewandelte Teile des Gefäßbündels zu erblicken. Neben diesen Sklereidengruppen finden sich in der Lamina überall auch andere, die nachweislich mit Leitbündeln gar nichts zu tun haben und, aus 1 bis 2 oder mehr Zellen bestehend, in gleichmäßiger Verteilung das ganze Blatt erfüllen.

Die Anordnung der mechanischen Zellen in bezug auf die Lage näher der Ober- oder der Unterseite oder in annähernd gleichem Abstand zwischen beiden ist variabel. So finden sich die Zellgruppen bald außen und innen bei *A. officinalis*, vorwiegend außen (an der Unterseite) bei *A. tenuifolius*. Interessant ist

Fig. 24.



ferner, daß sich diese Zellen vereinzelt oder in Gruppen bis in die äußersten Teile des Blattrandes vordrängen, selbst dann, wenn die auslaufende Blattspreite nur mehr zweizellig geworden ist. Wir haben es hier also mit der Erscheinung zu tun, daß die Niederblätter sich selbst zu einem den wachsenden Stengel umscheidenden mechanischen Ring zusammensetzen. ([20]) Nur bei *A. medeoloides* als Vertreter der Untergattung *Myrsiphyllum* liegen auch im Mittelnerv gar keine Sklerenchymbildungen vor. Die Zellen sind zart, machen meristematischen Eindruck, geben sich aber sofort durch die Braunfärbung der Wände als Dauergewebe zu erkennen. Der Übergang ist in das großzellige, intercellularenreiche Mesophyll ist unscharf.

Die Niederblätter der übrigen Gattungen mit Ausnahme von *Aspidistra* und *Sansevieria* sind durchwegs häutig, selten schwach grün und umgeben in mehreren Lagen (wie auch bei *Asparagus*)

den Stengel, beziehungsweise den Schaft. Besonders bei *Convallaria*, Texfig. 26, kann man die einzelnen Schichten schön beobachten. In dieser Region sind die Niederblätter vollständig zu einer Röhre geschlossen und erfahren erst viel weiter oben eine Aufschlitzung, nach welcher sie sich blattartig ausbreiten. Das einzelne Niederblatt zeigt in groben Zügen einen übereinstimmenden Bau, Texfig. 25 (für *Majanthemum bifolium*): Die Blätter sind flach, von einer größeren Anzahl von Bündeln durchzogen, zwischen denen das parenchymatische Mesophyll häufig zu großen regelmäßig angeordneten Luftgängen zerreißt.

Die Epidermiszellen der Außenseite sind immer deutlich entwickelt, ihr näherer Bau schließt sich dem der Laubblätter an. Die Cuticula ist deutlich ausgebildet, doch schließen die Epidermiszellen immer polygonal aneinander, ohne gewellte, ineinandergreifende Radialwände zu besitzen, wenn solche auch den Laubblättern der betreffenden Pflanzen eigen waren (*Triltium, Paris, Majanthemum*).

Die Epidermis der Ober- (Innen) seite ist immer sehr zart gebaut. Die Zellen sind breit und nieder und nicht im Sinne der Längsrichtung des Niederblattes gestreckt, eine Cuticula oft kaum nachweisbar. Die Radialwände besitzen häufig reiche Tüpfelung, so besonders bei *Ruscus aculeatus* (Taf. IX, Fig. 97),

Fig. 25.

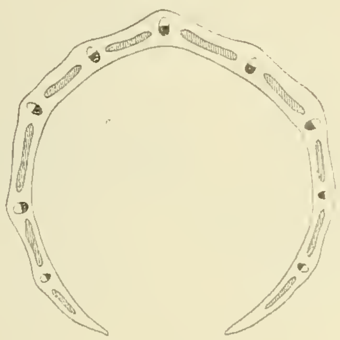
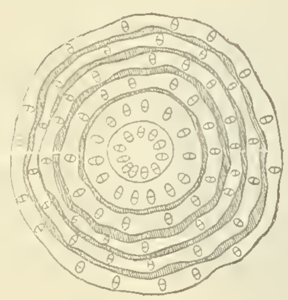


Fig. 26.



dessen Radialwände auffallend lange senkrecht zur Oberfläche orientierte Tüpfel tragen, so daß die verdickten Membranpartien ein Netz bilden. Die innere Epidermis geht später, wenn die Niederblätter ihre Funktion erfüllt haben, bald zugrunde. Wir haben in solchen Fällen nur mehr die Epidermis der Unterseite mit den sich anlegenden Fibrovasalsträngen erhalten, denen zu innerst noch Fetzen des zugrundegegangenen Mesophylls anhängen. Manchmal geht der Prozeß noch weiter, daß zum Beispiel bei verschiedenen *Polygonatum*-Arten nur mehr Borsten von den äußersten gebräunten Niederblättern aufragen, die aus den konsistenteren Fibrovasalsträngen bestehen, in denen die Leitelemente ebenfalls zugrundegegangen sind und hauptsächlich mechanische Zellen den Strang aufbauen.

Spaltöffnungen treten nur an der Unterseite und dort mit ziemlicher Regelmäßigkeit auf. Sie schließen sich im Bau dem für die betreffende Pflanze herrschenden Typus an. Einsenkungen unterbleiben, so daß die Schließzellen mit den Außenwänden der Epidermiszellen im gleichen Niveau liegen (*Ruscus aculeatus*), oder die Einsenkungen sind minimal, wenn sie auch für die betreffenden Laubblätter typisch waren (*Polygonatum*-Arten). Sehr spärlich finden sie sich an den recht einfach gebauten Niederblättern von *Trillium* und *Paris*. Rückgebildete Spaltöffnungen fand ich ziemlich häufig bei *Polygonatum verticillatum*. Die inneren Hautgelenke sind durch die Verwachsung der Schließzellenwandung mit den Wänden darunterliegender Zellen häufig verschwunden oder die Schließzellen wurden durch teilweise Verwachsung der Rücken- und Bauchwände unbeweglich gemacht. Vereinzelt treten auch kleine, im Querschnitte dreiseitige Zellen auf, die möglicherweise auch mit Spaltöffnungen, die auf frühem Entwicklungsstadium stehen geblieben sind, in Zusammenhang gebracht werden können.

Die Leitbündel zeigen durchwegs einen einfachen Bau; den einfachsten wohl bei *Trillium* und *Paris*. Daran schließen sich die *Polygonatum*-Arten, denen jede mechanische Scheide fehlt. Das Hadrom umgibt in schwachem Bogen die meisten Teile des Leptoms, während dessen äußere Partien frei gegen das Mesophyll vorragen. Mechanische Beläge an der Leptom- und Hadromseite finden sich nur bei *Smilacina*

racemosa, wo sie durch einige wenige Bastzellen repräsentiert werden. Stärker ist die Bastschiene an der Leptomseite bei *Convallaria majalis*, *Majanthemum*, *Reineckia*, *Danaë* und *Ruscus*-Arten. Erwähnt sei, daß bei *Danaë* und den *Ruscus*-Arten die mechanischen (Stereiden, von echten Bastzellen kann man nicht sprechen) Scheiden sich sichelförmig um die Leitbündel legen, dieselben bisweilen ganz umschließen, daß dann die Bündel in den dünneren Blattspreiten fast nur mehr aus mechanischen Zellen bestehen, ein Verhalten, das lebhaft an *Asparagus* erinnert. Doch treten hier unabhängig von den Gefäßbündeln keine mechanischen Zellen auf.

Das Grundgewebe ist durchwegs dünnwandig, reich an Intercellulargängen, und führt Raphidenbündel in Zellen, die gestaltlich denen im Rhizom gleichen. Eigenartig ist das Auftreten von großen Lufträumen, die nur an der Oberseite vorkommen und durch Zerreißung des Gewebes entstehen.

Das Niederblatt von *Aspidistra elatior*. Die Niederblätter (Textfig. 27) treten in größerer Zahl zusammen und bilden nach außen einen geschlossenen Zylinder, obwohl die Blätter keine verwachsenen, sondern nur übereinandergreifende Ränder besitzen. Je weiter nach innen, desto fleischiger und reicher

Fig. 27.

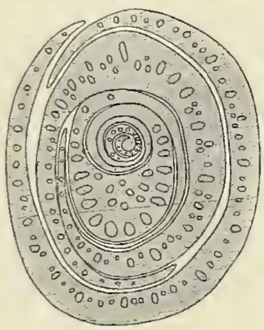
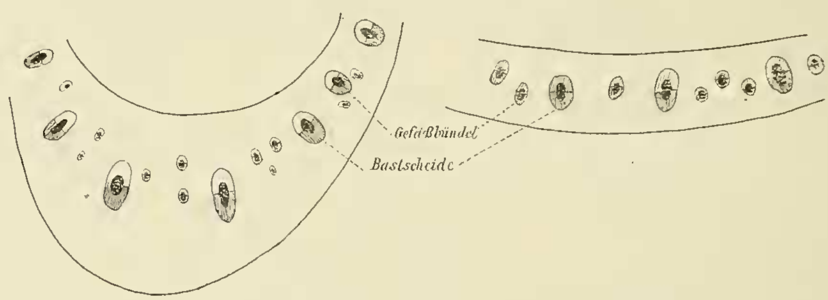


Fig. 28.



an Gefäßbündeln sind die Blätter. Ähnlich wie bei den Laubblättern in einer höheren Region, treten auch hier die größeren Bündel der Hauptsache nach in einer Reihe auf, dazwischen liegen kleinere von derselben Orientierung wie die großen Bündel, jedoch häufig in mehreren Reihen (Textfig. 28).

Der Bau der Epidermiszellen zeigt keine Verschiedenheiten gegenüber den Laubblättern; Spaltöffnungen finden sich an der Unterseite in größerer Menge. Während jedoch die Laubblätter um die Gefäßbündel mächtige Bastscheiden besaßen und mechanische Elemente auch das Leptom durchsetzten, findet sich hier eine mechanische Scheide nur an der Leptomseite (Taf. IX, Fig. 92). Die Zellen derselben können größtenteils wenigstens nicht als Bastzellen angesprochen werden. Es verhalten sich überdies die einzelnen Niederblätter nicht gleich. Während die äußersten eine sehr starke Bastschiene besitzen, sind die innersten mechanisch fast gar nicht geschützt, so daß dort die Entwicklung der mechanischen Zellen auf einem embryonalen Stadium stehen geblieben ist. Auch das Leptom ist fast gar nicht von mechanischen Zellen durchsetzt. Merkwürdigerweise findet sich auch an der Hadromseite ein Strang von Zellen, die durch ihre Kleinheit und den Mangel von Intercellulargängen auffallen und hinsichtlich der Ausdehnung dem Bastbelag entsprechen, der in den Laubblättern an dieser Seite auftritt. (In den bezüglichen schematischen Figuren wurde er angedeutet.) Um diesen kleinzelligen Strang tritt nun eine deutliche Einzelendodermis auf, die nur den Caspary'schen Strich zeigt (Taf. IX, Fig. 92) und die ich merkwürdigerweise nie um das ganze Bündel herum verfolgen konnte, sondern entweder auf der einen oder andern Seite. Einzelendodermen sind mir sonst nirgends untergekommen. Das Mesophyll bietet nichts besonderes: Raphidenzellen und solche mit Einzelkrystallen sind vorhanden. Spitzenwärts führen die Parenchymzellen des peripheren Mesophylls Chlorophyll.

Das Niederblatt von *Sansevieria fasciata* erinnert ebenfalls sehr an das dazugehörige Laubblatt, doch ist die Schrägstellung der Gefäßbündel weniger deutlich, die Epidermis der Oberseite ist bedeutend

zarter als die der Unterseite, Spaltöffnungen treten in der ganzen Ausdehnung des Blattes nur an der Unterseite und unmittelbar vor der Spitze in beschränkter Zahl auch auf der Oberseite auf. Die Spitzen der Blätter selbst zeigen dieselbe Eigentümlichkeit in der Gruppierung wie die der Laubblätter, die Bilder (Textfig. 20, V—VIII) können ohne weiter auch für die Niederblätter gelten.

Die Hochblätter.

Hochblätter, in deren Achseln Blütenstiele entspringen, zu untersuchen hatte ich nur Gelegenheit bei den drei *Ruscus*-Arten, *Ophiopogon Jaburan* und *Convallaria majalis*. Hinsichtlich des Gefäßbündelverlaufes bei *Ruscus* genügt es, auf das bei den Phyllokladien Gesagte hinzuweisen.

Der Bau der Hochblätter ist nach dem Grade der blattartigen oder schuppenartigen Entwicklung verschieden. *Ruscus hypoglossum* besitzt Tragblätter, die im feineren anatomischen Bau (Assimilationsgewebe, Epidermiszellen, Spaltöffnungen etc.) mit den betreffenden Phyllokladien übereinstimmen, auch treten die Spaltöffnungen auf beiden Blattflächen auf, doch sind die Blattnerven immer aus einzelnen Gefäßbündeln aufgebaut, die einen starken Bastbelag tragen. Bei *R. hypophyllum* gehen die Veränderungen schon bedeutend weiter. Die Epidermiszellen sind viel kürzer als am Phyllokladium, die Spaltöffnungen besitzen kleine Schließzellen, die in das Niveau der Außenwände der Epidermiszellen emporgehoben sind, die Hörnchen im Vorhof, die bei dem Phyllokladium ein Charakteristikum darstellen, scheinen durchwegs zu fehlen. Gegen die Blattspitze verholzen die subepidermalen Zellen sehr stark und lehnen sich direkt an die Epidermiszellen an oder es sind die Bastzellen der Gefäßbündelscheiden selbst, die sich bis an die Epidermiszellen herandrängen. Auch die Gefäßbündel erfahren in dieser Region eigenartige Veränderungen (Taf. IX, Fig. 101). Hadrom und Leptom sind kaum mehr zu erkennen. Bastzellen sind an der einen Seite vorhanden und anschließend daran umgibt den kleinzelligen teilweise collenchymatischen zentralen Strang eine Gruppe von Zellen sehr aberranter Gestalt. Man gewinnt den Eindruck, als ob ganze Zellen zu soliden Celluloseprismen geworden wären; ungefärbt sind sie stark lichtbrechend und schwach gelblich und lassen deutliche, weiße Mittellamellen erkennen; die Holzreaktion, die die Bastzellen intensiv rot färbt, gibt diesen Zellen einen gelbroten Ton, was zweifellos für die Verholzung spricht. Wie diese Zellgruppen entstanden sind, ob sie Teilen des Gefäßbündels, etwa dem Hadrom, ihren Ursprung verdanken, ist vorläufig noch rätselhaft. Erwähnt sei ferner, daß andere Zellen innerhalb des Bastbelages einseitige Wandverdickungen zeigen, wie solche Bildungen sonst nur für Wurzeln charakteristisch sind. In vielen Zellen des Mesophylls finden sich braune Inhaltskörper. Bei *Ruscus aculeatus* sind die Bündel der Hochblätter sehr schwach, abnorme Bildungen habe ich keine gesehen, Spaltöffnungen kommen nur an der Unterseite vor.

Ophiopogon Jaburan besitzt Hochblätter, die am Grunde noch 3, in der oberen Hälfte nur mehr 1 Gefäßbündel enthalten, dem sich an der Unterseite einige Bastzellen anlegen. Das Bündel liegt in einem Mantel von Mesophyllzellen, die nach außen durch die beiden, nur an der Unterseite mit Spaltöffnungen versehenen Epidermen begrenzt sind. Die Epidermiszellen des Blattrandes sind unregelmäßig papillös vorgewölbt. *Convallaria majalis* besitzt im Mesophyll des Hochblattes zarte Leitbündel mit einigen Bastzellen an der Leptomseite und im übrigen ist das ganze Mesophyll einschichtig; große, farblose Zellen spannen sich zwischen den beiden Epidermen aus. An der Unterseite treten Spaltöffnungen auf.

Die Perianthblätter.

Die Blütenblätter sind entweder Perigonblätter, von sepaloider oder petaloider Ausbildung, deren beide Kreise keine anatomischen Verschiedenheiten zeigen oder die äußeren und inneren Perianthblätter sind anatomisch mehr oder weniger verschieden wie bei *Paris* und *Trillium*.

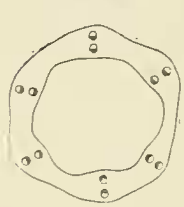
Perigonblätter untersuchte ich bei *Asparagus officinalis, Ruscus aculeatus* und *hypophyllum, Majanthemum bifolium, Smilacina racemosa, Polygonatum officinale* und *multiflorum, Rohdea japonica, Aspidistra elatior, Convallaria majalis* und *Ophiopogon Jaburan.*

Die Perigonblätter sind im allgemeinen zart gebaut. Die Epidermiszellen tragen eine häufig gewellte Cuticula, während Cuticularschichten durchwegs fehlen. Die Epidermen der Ober- (also Innen) seite zeigen häufig papillöse Vorwölbungen; so finden wir schon bei *Polygonatum officinale* Ausbauchungen der Außenwände; diese Erscheinung geht noch viel weiter bei den Blüten der *Ruscus*-Arten (Taf. IX, Fig. 90). Die Epidermiszellen sind in ungemein zierlicher Weise in lauter Zäpfchen ausgezogen, über deren Oberfläche feine Cuticularleisten laufen. Diese die ganze Oberseite bedeckenden Zellen greifen auch über den Blattrand hinüber und hören an der Unterseite allmählich auf. Für *Ruscus aculeatus* sei überdies bemerkt, daß in allen diesen Zellen Anthcyan auftritt. Während bei *Polygonatum officinale* die Zellen der Oberseite nur schwach vorgewölbt sind, treten bei *P. multiflorum* an der Oberseite neben Papillen schon mit freiem Auge sichtbare Haare auf, die, besonders stark im unteren Teil der Blumenkronröhre, nach oben allmählich abnehmen (Taf. IX, Fig. 99). Diese Haare sind untereinander recht verschieden. Neben kurzen 1 bis 2zelligen treten lange vielzellige Haare auf, deren Zellen große Zellkerne besitzen und deren Querwände häufig in einer Erweiterung des zylindrischen Haares liegen, so daß recht charakteristische Bilder entstehen. Die Bedeutung dieser Haare ist rätselhaft. ([21]).

Spaltöffnungen treten nur an der Unterseite auf. Unabhängig davon, wie die Stomata an den übrigen Vegetationsorganen ausgesehen haben, sind sie an den Blütenblättern nirgends eingesenkt, die Schließzellen sind sehr klein und werden in das Niveau der Außenwände der Epidermiszellen gerückt (*Aspidistra elatior*). Im Gegensatze zu diesem Bautypus *Aspidistra*, *Ophiopogon Jaburan* und *Convallaria majalis* sind die Spaltöffnungen an den Blütenhüllblättern von *Rohdea*, *Polygonatum*- und *Ruscus*-Arten durchschnittlich größer. In manchen Fällen treten Rückbildungen auf, so bei *Ruscus*-Arten dadurch, daß eine innere Atemhöhle nicht mehr ausgebildet wird, bei *Aspidistra* (Taf. IX, Fig. 96 *a*, *b*, *c*) dadurch, daß die eine Schließzelle senkrecht zur Längsrichtung geteilt wird oder daß beide Schließzellen unter gleichzeitiger Fixierung des Punktes der stärksten Krümmung an der Rückwand konkav einsinken u. dgl. mehr. Die Zahl der Stomata ist im allgemeinen verschieden; relativ klein bei den beiden *Ruscus*-Arten. Die Flächenansicht der Spaltöffnungen stellt nicht immer Ellipsen, sondern wie bei *Convallaria majalis* (Taf. IX, Fig. 103) auch Polygone dar, welche zwischen die polygonalen Epidermiszellen eingeschaltet werden.

Die Zahl der Gefäßbündel ist im allgemeinen gering; mechanische Zellen sind in ihrem Umkreis selten und wenn die Gefäßbündel in zwei Reihen hintereinander liegen, wie in der Perianthröhre von *Polygonatum officinale* oder zum Beispiel *Rohdea japonica* (Textfig. 29), dann erklärt sich diese Erscheinung aus der Verwachsung der Pilamente mit der Blumenkronröhre und der innere Kreis von Gefäßbündeln gehört den Filamenten an. Demgemäß sind die Bündel auch im selben Sinne orientiert, alle kehren die Hadromseite nach Innen. Das farblose Grundgewebe führt häufig Raphidenzellen und namentlich möchte ich die großen Raphidenzellen von *Aspidistra* erwähnen, die unmittelbar unter der Epidermis liegen und welche die kleinen Epidermiszellen über sich emporwölben. In der Fläche sind die Epidermiszellen von *Aspidistra* schwach gewellt. Stärkekörner und Fetttröpfchen kommen in Blütenblättern häufig vor.

Fig. 29.



Die äußeren Perianthblätter von *Paris* und *Trillium* schließen sich im anatomischen Bau enge den Laubblättern an. Die Epidermiszellen greifen ebenso wie dort mit ihren Radialwänden ineinander, nur mit dem Unterschied, daß hier trotzdem die Längsrichtung der Zellen im Sinne der des Blattes immer deutlich zu erkennen ist. Die Unterseite trägt reichlich Spaltöffnungen vom gleichen Bau wie in den Laubblättern. Für *Trillium sessile* ist überdies im Gegensatze zu den Laubblättern das Auftreten warzig oder papillös vorgewölbter Epidermiszellen der Unterseite charakteristisch, die in Längsreihen angeordnet sind. Für den Bau des auf die Oberseite beschränkten Assimilationsgewebes gilt die interessante Tatsache, daß die Bildung von Armpalisaden weiter vorgeschritten ist als im Laubblatt. Bei *Paris* sind die Luftgänge schmal, die sie umgrenzenden Wandpartien an ihrer stärksten Krümmung verdickt und stellenweise kommt

es sogar unter Vernichtung der Hohlräume zur Bildung solider Membranfalten, die in das Lumen vorspringen. Die Leitbündel entbehren jeder mechanischen Scheide.

Die inneren Perianthblätter weichen ziemlich stark von den äußeren ab. Die Blätter sind schmal und nur von wenigen, bei *Paris* zum Beispiel 3 Nerven durchzogen, die durch einige schief ansetzende Anastomosen miteinander verbunden werden. Die lateralen Nerven bleiben indes bald aus und nur der Medianus zieht bis in die Spitze des Blattes. Die Seitenwände der Epidermiszellen sind bei *Trillium* gar nicht, bei *Paris* kaum und nur an der Unterseite gewellt. Die Spaltöffnungen sind sehr spärlich, so kommen auf das Blatt von *Paris* nur 10 oder 11 Stomata. Die Schließzellen sind weniger breit, ihre Innenwände sind häufig mit den Wänden des darunterliegenden Parenchyms verwachsen. Das Mesophyll zeigt keine Bildungen von Armpalisaden und erinnert an das im Laubblatte von *Convallaria majalis.* Die Zellen, deren äußerste Schichte Chlorophyll, allerdings nur in geringen Mengen führt, sind abgerundet und reichlich durchlüftet. Raphidenzellen sind vorhanden.

Anhangsweise zur Anatomie der Phyllome möchte ich noch das Auftreten von *Luteofilin* besprechen, dessen Natur zuerst Molisch[1] untersucht und beschrieben hat. Indem ich bezüglich des Wesens dieses Körpers auf Molisch verweise, möchte ich nur seine Verbreitung besprechen.

Nach Molisch kommen in erster Linie die *Amaryllideae* in Betracht, daran schließen sich einige Liliaceen, Commelinaceen, Gramineen und Lobeliaceen.

Bei einigen Liliaceen: *Convallaria majalis, Aspidistra elatior, Asparagus officinalis, Polygonatum multiflorum* und *verticillatum* kommt nach Molisch *Luteofilin* konstant vor, während andere Gattungen, wie *Ruscus hypoglossum*, nach meinen Beobachtungen aber auch *R. aculeatus* und *Sansevieria fasciata* in dieser Hinsicht vollständig versagen. Weitere Beobachtungen liegen nicht vor.

Es scheint aus dem Gesagten sich zu ergeben, daß das Auftreten dieses Körpers nicht in unmittelbare Beziehungen zu den Fragen näherer oder entfernterer Verwandtschaft (die Amaryllideen vielleicht ausgenommen) gebracht werden kann.

---

[1] H. Molisch, »Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen«, Jena 1901, p. 94.

ANHANG.

Physiologische und andere Fragen.

(Die Ziffern in Klammern ( ) anfangs der Zeile beziehen sich auf den laufenden Text des ersten Teiles.)

(1) Nach meinen Untersuchungen, die im wesentlichen mit den Angaben M. O. Reinhardt's (Fußnote [1], p. 6 [402]) übereinstimmen, beschränkt sich das Hadromparenchym ausschließlich auf die unmittelbare Umgebung der Gefäße, die es in 1 bis 2 Lagen umgibt. In größerer Entfernung und namentlich ohne Anschluß an Gefäße oder Tracheiden gibt es solche Elemente nicht. Denn wenn auch im Querschnitt eines verholzten Zentralzylinders ein Unterschied zwischen Hadromparenchym und den Stereiden nicht zu erkennen ist, so gibt doch der Längsschnitt die nötige Aufklärung. An einen direkten Stoffverkehr zwischen den größten Gefäßen ist daher normalerweise nicht zu denken; sondern alle streben der Peripherie (dem Pericambium) zu, wodurch der Verkehr zwischen den einzelnen Strahlen des radiären Bündels ermöglicht ist. Auch eine starke Verholzung des Pericambiums tut diesem Prinzipe keinen Abbruch, da die Zellen reich getüpfelt sind.

(2) Ob es sich in den braunen Massen um eine bestimmte Gerbstoffart, den Wundgummi, handelt, konnte nicht endgültig entschieden werden. Gewisse Reaktionen sprachen dafür: Holzreaktion mit Phloroglucin und Salzsäure (allerdings schwach), Unlöslichkeit im Alkohol, intensive und rasche Färbung mit Fuchsinlösung u. a. (Vgl. Strasburger, »Das botanische Praktikum«, 4. Aufl., Jena 1902, p. 280). Die physiologische Bedeutung des Spezialzylinders ist vollkommen unklar, namentlich das Auftreten von zweierlei Zellformen; vielleicht handelt es sich um gewisse Schutzeinrichtungen älterer Wurzeln, womit das Braunwerden der Wände in Einklang stehen würde.

(3) Die Unterscheidung von Nähr- und Haftwurzeln ist natürlich nicht so zu verstehen, daß die einen nur Absorptionsorgane, die anderen nur Haftorgane wären, sondern die in Rede stehenden Hauptfunktionen wiegen bei den beiden verschieden stark vor; es ist immerhin möglich, daß eine und dieselbe Wurzel zuerst Nähr- und später Haftwurzel wird, der Unterschied also nur vom Alter abhängt. Immerhin ist es interessant, daß zwei gleich dicke Wurzeln verschieden entwickelt sind, ja daß eine dickere sogar mechanisch viel schwächer ausgerüstet sein kann als eine relativ dünne Wurzel.

(4) K. Kroemer (»Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel«, Bibliotheca botanica, Heft 59, 1903) und mit ihm H. Müller, l. c., bringen für die einzelnen Bildungsstadien der Endodermen eine reiche Terminologie, indem sie außer Embryonalendodermen auch noch Primär-, Sekundär- und Tertiärendodermen unlerscheiden, wobei für sie das Vorhandensein eines Caspary'schen Striches, beziehungsweise außerdem das einer Suberinlamelle oder schließlich von Celluloseschichten maßgebend ist. Der Kürze halber wird hier und da der eine oder andere Terminus erwähnt. Allerdings ist ja diese vom ontogenetischen Standpunkte sehr wertvolle Spezialisierung für eine vergleichend anatomische Arbeit ziemlich belanglos, als wir es hauptsächlich mit dem Endstadium der Entwicklung zu tun haben, und überdies zwischen den einzelnen Stadien an einer und derselben Wurzel meist keine scharfen Grenzen gezogen werden können. Wie ersichtlich, hat für uns hauptsächlich das Studium der Tertiärendodermen und der sie bedingenden Tertiärlamellen tiefere Bedeutung.

(5) Hinsichtlich des chemischen Verhaltens ergibt sich folgendes: Die Mittellamelle zeigt bei schwacher Vergrößerung Holz- und Korkreaktion. Das versteht sich so, daß die Radialwand der

Embryonalendodermis, in der meistens der Caspary'sche Strich, dessen Korknatur noch zweifelhaft ist, in Erscheinung tritt, später, wenn die Suberinlamelle angelegt wurde, verholzt, daß dann mit Sudanglyzerin aus der letzteren schmelzbare Korkstoffe austreten, während die Holzreaktion der Embryonalwand durchschimmert. Die Tertiärlamellen bestehen aus Cellulose, können aber nachträglich verholzen. Die schmelzbaren Korkstoffe treten im Gegensatz zu den Angaben H. Müller's in den Endodermen sehr häufig auf, wofern man das Präparat in Sudanglycerin nur genügend intensiv (etwa bis zur Rauchentwicklung) und hinreichend lange (zirka 10 Minuten) erhitzt. Allerdings bleiben sie an Masse hinter den Intercutiszellen (siehe dort) erheblich zurück.

(6) Bei der Plasmolyse kontrahieren sich diese Protoplasten, ohne den Zusammenhang mit den radialen Wänden zu verlieren, so daß zarte Plasmabrücken entstehen, die, flüchtig betrachtet, zarten Membranen täuschend ähnlich sehen. H. Müller untersuchte die Ursache des Anhaftens der Protoplasten am Caspary'schen Strich (denn um eine solche Erscheinung handelt es sich ja) und kam zu dem Schlusse, daß zarte Plasmafäden die Sekundärlamellen durchsetzen (vgl. seine Fig. 14, Taf. 1, für *Paris quadrifolia*) und höchstwahrscheinlich auch die Primärlamellen durchqueren. Es scheint nach seinen Darlegungen der plasmatische Zusammenhang zwischen den einzelnen Endodermiszellen nachgewiesen.

(7) Die Holzreaktion läßt in den meisten Fällen deutliche Schichtung erkennen, so daß man von abwechselnd stärkerer und schwächerer Verholzung sprechen kann.

(8) Obwohl hier die Zellen der Verstärkungszone und die Endodermiszellen gleichzeitig stark verholzt sind, gestattet die Phloroglucin-Salzsäurereaktion doch eine deutliche Unterscheidung, als die Endodermiszellen rosenrot und homogen, die Rindenzellen dagegen rotviolett und deutlich geschichtet sind, was ich auch durch die verschiedene Schattierung in Taf. I, Fig. 2, zum Ausdruck zu bringen suchte.

(9) Im folgenden will ich die Terminologie des Hautgewebes und der darunterliegenden Zellen besprechen, da gerade in dieser Hinsicht in der Literatur die größte Mannigfaltigkeit herrscht. H. O. Juel [1] bezeichnet die äußerste Zellschichte als Epidermis (vgl. auch G. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie, 4. Aufl., p. 200). Verschiedene Autoren, so J. Wiesner [2], K. Kroemer (l. c.) u. a. aber schließen sich der von Schleiden eingeführten Bezeichnung »Epiblem« an; Kroemer spricht dann, wenn, wie *Aspidistra*, das Epiblem mehrschichtig (3—5schichtig) wird, von einem Velamen radicum (Wurzelvelamen). Das unter dem Epiblem liegende Gewebe kann topographisch ganz allgemein als Hypodermis bezeichnet werden, die allerdings manchmal mehrschichtig ist. Juel faßt mit Chatin die unmittelbar unter dem Epiblem liegende Zellage als »Epidermoidale Schichte« [membrane (assise) épidermoidale] auf, nachdem der von Oudemans eingeführte Ausdruck Endodermis für die innere Schutzscheide reserviert worden war (De Bary). Ist dieses Gewebe mehrschichtig, so faßt er alle übrigen Zellen als Suberoid zusammen, ein Terminus, der keine weitere Berechtigung haben kann. Der von Haberlandt und anderen Forschern verwendete Ausdruck »Exodermis«, der hauptsächlich für einschichtige Wurzelhypodermen Verwendung findet, ist zu speziell, da eine Unterscheidung in verschiedene den Intercuten analoge Typen in der Literatur nicht besteht. [3]

Die gründlichsten Arbeiten über dieses schwierige Gebiet verdanken wir K. Kroemer, der scharf umschriebene Termini aufgestellt und auf Grund genauer Untersuchungen exakte Kriterien gefunden hat. K. Kroemer bezeichnet (p. 32 ff.) die verkorkte Hypodermis im allgemeinen als Intercutis, für die nach

---

[1] H. O. Juel, »Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Wurzeln«, Bihang Till. k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Band 9, Nr. 9, 1884.

[2] J. Wiesner, Anatomie u. Physiologie d. Pflanzen, 5. Aufl., Wien, 1906, p. 111.

[3] Die Verwendung des Begriffes »Exodermis« habe ich konsequenterweise auch deshalb vermieden, weil derselbe für die homologen Gewebe in Rhizomen keine Verwendung gefunden hat. (Für die Exodermis gibt Haberlandt die Merkmale der Endodermis an, ohne auf das konstante Fehlen des Caspari'schen Striches hinzuweisen.)

seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gegenüber der Endodermis der Mangel eines Caspary'schen Striches angeführt wird: Die primäre Membran erfährt keine Veränderung. Im sekundären Stadium lagert sich allen Wänden spontan eine Suberinlamelle an, auf die dann eine häufig verholzende Celluloselamelle folgt. Wie schon Winbach [1] festgestellt hat, handelt es sich in der Wellung der radialen Längswände, die im Querschnitt einem die ganze Radialwand beherrschenden Caspary'schen Striche täuschend ähnlich sieht, um eine analoge physikalische Erscheinung, aber in der Suberinlamelle. In den meisten Fällen handelt es sich um eine typische Kurzzellenintercutis, lange Zellen werden von kurzen (Durchlaß-)Zellen unterbrochen. Bleibt dieser Typus erhalten und wird die Intercutis gleichzeitig mehrschichtig, so liegt eine gemischte Intercutis vor, fehlen die kurzen Zellen, dann spricht man von einer einheitlichen mehrschichtigen Intercutis. Dieselben Termini werden auch für die Anatomie im Rhizom maßgebend sein.

(10) Es ist jedenfalls auffallend, daß in manchen Zellen in den Zellängsreihen häufig Raphidenzellen und Zellen mit Einzelkrystallen oder auch Raphidenzellen mit stärkeführenden Rindenzellen abwechseln, und daß solche übereinanderliegende Zellen ganz gleich gebaut sind. Ferner sei hier auf die Tatsache hingewiesen, daß die Zellen mit Einzelkrystallen vorwiegend in der Nähe des Zentralzylinders auftreten, die Raphidenzellen dagegen die periphere Partie einnehmen, daß ferner dann, wenn nur Raphidenbündel vorhanden sind, dieselben reichlicher und größer in der Rand- als in der Innenzone entwickelt sind. Jedenfalls spielen ernährungsphysiologische Fragen dabei eine hervorragende Rolle. Haberlandt führt in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie mit J. Möller aus, daß Einzelkrystalle vorwiegend in sklerotischen Zellen oder in der Nähe solcher Zellen auftreten (vgl. *Danaë Laurus*) und bringt diese Erscheinung mit der Verlangsamung des osmotischen Stoffverkehres in Zusammenhang.

(11) Der Filz ist unlöslich in Salzsäure, Schwefelsäure, Eau de Javelle, kochendem Alkohol und Äther, gibt mit Phloroglucin-Salzsäure sehr schwache Holzreaktion und wird in Chlorzinkjod gelblich.

(12) In physiologischer Hinsicht wird wohl die Schutzfunktion eine Hauptrolle spielen, die Auffassung, die über die Faserkörper herrscht, daß sie Wasser ansaugen (Leitgeb) oder daß sie als Kondensationsapparate wirken (Haberlandt), kommt in unserem Falle wohl weniger in Betracht, da diese Bildungen nicht auf die Durchlaßzellen beschränkt sind, sondern überall gleichmäßig entwickelt sind, auch dort, wo sie in obigem Sinne zwecklos wären.

(13) Außer K. Kroemer hat namentlich M. Treub [2] an einigen unserer Pflanzen (*Aspidistra, Rohdea* und Ophiopogonoideen) die Entstehung des mehrschichtigen Epiblems studiert; p. 18 schreibt er: ....»Il est fort intéressant d'observer que dans *l'Aspidistra elatior* la dermatogène se divise en trois couches, à une distance considérable du sommet. Avant que la première division définitive se soit opérée, elle est, pour ainsi dire annoncée par la segmentation tangentielle de quelques cellules.« Für *Rohdea japonica* führt er dagegen an: ......»Dans le *Rohdea japonica* les cellules de la série contre laquelle s'appuie le dermatogène sont grandes relativement, plus tard; mais cette série appartient au périblème et ne dérive pas d'une division du dermatogène. Celui-ci n'a pas de segmentation tangentielle de ses cellules dans le *Rohdea.*« Für *Ophiopogon* gibt er nur ganz allgemein an: »....Quelques cellules du dermatogène offrent une partition tangentielle, absolument locale....«

(14) Es ist jedenfalls auffallend, daß die beiden Arten ein erhöhtes Schutzbedürfnis — denn um ein solches handelt es sich ja — unmittelbar am Erdboden zeigen. Die Art, wic die Pflanze auf biologische Verhältnisse reagiert, ist bei beiden Species vollkommen verschieden. Vielleicht sind es Tiere, die die Pflanzen gefährden.

---

[1] Winbach, »Beiträge zur Kenntnis der Schutzscheide« (Dissertation Weimar 1887).

[2] M. Treub, »Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones«, Extrait du musée botanique de Leide, Tom II, 1876.

([15]) Die *Asparagus*-Arten besitzen unstreitig den höchsten Grad der Ausbildung im Assimilationsgewebe, was sofort verständlich wird, wenn wir den Mangel der Laubblätter und die relative Kleinheit der Phyllokladien berücksichtigen, von denen sich die dünnen Zweige des Stengels in extremer Ausbildung nur durch die verschiedene Anordnung der mechanischen Elemente und der Gefäßbündel unterscheiden.

([16]) S. Schwendener, »Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotylen« (Leipzig 1874, p. 73), erklärt, »daß die tangentialen Parenchymverbindungen zwischen den Bastscheiden gewissermaßen als Vorstufe eines kontinuierlichen Bastringes zu betrachten sind, dafür liefern...«, wobei er sich auf *Juncus* bezieht; weiter oben sagt er: »In meinen Augen sind die fraglichen Abweichungen der naturgemäße, wenn auch unvollständige Ausdruck der Schwankungen, welche meist beim Übergange von den Cyperaceen zu den lilienartigen Gewächsen (oder umgekehrt) stattgefunden haben; es ist dies einer der Fälle, wo die Metamorphosen des mechanischen Systems in der gegenwärtigen Vegetation vollständiger vertreten sind als diejenigen der Blüte und Frucht.« Ich glaube, daß wir eine ähnliche Anschauung auch hinsichtlich der *Smilax*-Arten aufrecht erhalten können, daß sich die schon im Bau der Spaltöffnungen angedeuteten möglicherweise vorhandenen Beziehungen zu den *Cyperales*[1] auch im mechanischen System ausdrücken, da beides Gewebesysteme sind, die ihre Ursprünglichkeit am längsten bewahren und uns in phylogenetische Beziehungen Einblick nehmen lassen.

([17]) Verständlich wird diese Erscheinung dadurch, daß hier infolge Mangels an Seitennerven die für das Organ nötige Festigkeit durch den Bau der Epidermiszellen erzielt werden muß, die hier ein zartes, von Intercellulargängen umsponnenes Schwammparenchym zu schützen haben. Daraus erklärt sich zum Teile auch der Mangel an Spaltöffnungen am Rande, die durch erhöhte Transpiration die Gefahr einer Vertrocknung der Phyllokladien heraufbeschwören würden.

([18]) Abgesehen von den mechanischen Vorteilen, die dabei mitsprechen, ist diese Auflösung des geschlossenen peripheren Mantels im Interesse des Stoffverkehres zwischen Leitungssystem und Assimilationsgewebe nur von Vorteil.

([19]) Ohne über den Rahmen meiner Arbeit hinausgehen zu wollen, muß ich jedoch im folgenden zu den Theorien Stellung nehmen, die über die Natur der Phyllokladien verfochten werden. Velenovsky (Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen (Beih. z. Botan. Centralbl., XV, 1903, p. 257) muß uns als Vertreter der Phyllomnaturtheorie in erster Linie beschäftigen. Der genannte Autor stützt sich bei seinen unten zu widerlegenden Folgerungen ausschließlich auf morphologische und teratologische Verhältnisse und läßt die Anatomie, die gerade in unserer Frage das letzte Wort zu sprechen hat, vollständig außer acht. Wohl erwähnt er einmal (p. 260), daß seine Deutung »auch durch die anatomischen Verhältnisse des Phyllokladiums von *Ruscus* am besten bestätigt« wird, doch hat er, wie aus seinen Ausführungen hervorgeht, selbst gar keine anatomischen Untersuchungen vorgenommen und beruft sich nur auf Autoren älteren Datums, deren Angaben durch neuere entweder korrigiert oder widerlegt wurden. Bernátsky, der sich speziell damit befaßt, in seiner im I. Abschnitt zitierten Arbeit die Ansichten Velenovsky's zu widerlegen, beschäftigt sich nur mit dem *Ruscus*-Phyllokladium, Szafer (l. c.) nur mit dem von *Danaë*.

Es ist natürlich in diesem Zusammenhange nicht möglich, alle Behauptungen Velenovsky's kritisch zu beleuchten, sondern ich will nur besonders wesentliche Punkte herausgreifen und meine Ansichten mitteilen, beziehungsweise auch auf andere Autoren verweisen. Unter anderem erwähnt Velenovsky, »daß die Stützbraktee und die obere Partie des Phyllokladiums morphologisch homogen sind«, daß also der Begriff unseres anatomisch einheitlichen *Ruscus*-Phyllokladiums keine morphologische Einheit darstellt,

[1] Der Systematik ist das System K. Fritsch in Organographie und Systematik der Pflanzen, Wiesner-Fritsch, 3. Aufl., Wien, 1909, zugrunde gelegt, speziell siehe dort p. 376.

sondern daß das Phyllokladium aus zwei total verschiedenen Komponenten zusammengesetzt ist. Seine auf teratologische Fälle begründete Annahme klingt recht merkwürdig und ist durch keine anatomische Tatsache gestützt. Er behauptet zwar, daß in dem flügelartig gesäumten Stengel (der unteren Phyllokladienhälfte) der Mittelnerv viel stärker sei und daß sich derselbe in den »beiden, meist freilich ungleich entwickelten Brakteen« gleich verhalte; doch lehrt die Anatomie, daß der Mittelnerv als Zentralzylinderchen bei *Ruscus hypoglossum* immer deutlich bis in die Spitze verfolgt werden kann, während die Nerven der Hochblätter, wie bei Phyllomen überhaupt, nie aus mehreren zu einem Zylinder gruppierten Bündeln gebildet werden. Ich erwähnte *R. hypoglossum*, weil bei den beiden andern infolge der Kleinheit und Unscheinbarkeit der Hochblätter eine Verwechslung ausgeschlossen ist und bei diesem in den Hochblättern noch andere Erscheinungen dazukommen (vgl. p. 61 [457]). In weiterer Konsequenz seiner Auffassung behauptet er: »Demzufolge erscheint tatsächlich die Infloreszenz bei *R. hypoglossum* und *R. hypophyllum* bald auf der Oberseite, bald auf der Unterseite des »Phyllokladiums«, je nachdem, ob die adossierte oder die gegenständige Braktee größer wird.« Ob er da nun der Ansicht ist, daß in dieser Hinsicht an einer und derselben Pflanze Variationen auftreten oder die Species sich dabei konstant verhält, ist mir nicht ganz klar. Jedenfalls aber gilt das auf p. 43 [439] Gesagte. Von einem Zweifel ist dabei keine Rede. Bezüglich *Semele* kommt er in Konsequenz seiner Auffassung von den gesäumten Stengeln unterhalb der Brakteen zu der recht merkwürdig klingenden Folgerung: »Jede Infloreszenz von *Semele* mit ihren Zipfeln und Brakteen ist gleich einem blühenden Phyllokladium von *Ruscus* und alle diese Phyllokladien sind in der Fläche zusammengewachsen.«

Auch für *Danaë* nimmt Velenovsky die Blattnatur an und läßt sich dabei in einen Vergleich mit den flachen Blättern von *Convallaria* ein, deren Blätter er mit dem »Phyllokladium« von *Danaë* so ähnlich findet, »daß wir schon aus dieser Ähnlichkeit auf ihre Homologie urteilen müssen«. (Ein Vorgang, der bei genauer arbeitenden Forschern wenig Anklang finden dürfte.) Die Anatomie von *Danaë* zeigt wie kaum eine andere so schön die Caulomnatur und die Umbildungserscheinungen zu blattartigen Organen, daß ein direkter Vergleich mit den Laubblättern von *Convallaria* gänzlich unstatthaft ist. Die sterilen Phyllokladien von *Ruscus* erklärt er für einfache Blätter, in denen wir nach seiner Auffassung Terminalblätter vor uns hätten. Gegen eine solche Auffassung spricht wieder die Anatomie, die den Beweis erbringt, daß solche »terminale Blätter« sich in nichts von den fertilen Phyllokladien unterscheiden und daß auch sie anatomisch echte Caulomgebilde sind (Bernátsky). Bezugnehmend auf die Verhältnisse bei *Danaë* erklärt er: »Es ist auch begreiflich, daß ein Blatt, welches auf der ganzen Pflanze zur Schuppe reduziert wurde, wenn es eine terminale Stellung auf einer Achse allein einnehmen soll, sich mächtig in seiner ursprünglichen Form entwickelt.« Abgesehen davon, daß wir von einer solchen ursprünglichen Form gar nichts wissen, ist diese Behauptung an und für sich ungemein kühn. In erster Linie ist uns die physiologische innere Veranlassung der Pflanze zu einem solchen Schritte ganz unbegreiflich und höchst rätselhaft, warum denn ein solch »terminales Laubblatt« (in weiterer Konsequenz muß Velenovsky auch die terminalen Phyllokladien von *Ruscus* mit den schuppenförmigen Laubblättern homologisieren) in anatomischer Hinsicht mit einem fertilen Phyllokladium vollständig übereinstimmt und schließlich mußten sich aus den vergleichenden Betrachtungen des »terminalen Laubblattes« und der reduzierten Laubblätter gemeinsame Züge ausfindig machen lassen. Die Anatomie der Laubblätter (vgl. p. 56 [452] ff., ferner O. Porsch, der den Spaltöffnungsapparat an den reduzierten Laubblättern von *Ruscus hypoglossum* untersucht hat) läßt uns jedoch vollständig im Stich. Und nun einige Worte zum Begriff: Terminales Laubblatt. Bernátsky betont p. 164, daß jeder oberirdische Sproß mit einem Caulom abschließt, eine Erscheinung, die im Pflanzenreich die regelmäßige ist. Die ontogenetischen Untersuchungen, die Bernátsky in dieser Hinsicht angestellt hat, haben ergeben, daß auch entwicklungsgeschichtlich keine Spur eines terminalen Vegetationskegels auftritt, sondern daß das Phyllokladium selbst die Stengelspitze darstellt. Velenovsky bezieht sich dabei auf andere Beispiele (*Polygonatum*), von denen er behauptet, daß manchmal tatsächlich keine terminale Knospe mehr vorhanden ist, daß also in solchen Fällen ein terminales Laubblatt auftritt. Gegen diese Auffassung spricht aber die Entwicklungsgeschichte, die Irmisch (Beiträge zur vergl.

Morphol. d. Pflanzen, VI, in Abhandlungen d. Nat. Ges. zu Halle, III. Bd.) klargelegt hat, der stets am Grunde eines scheinbar terminalen Laubblattes einen kleinen Kegelstumpf beobachtet hat, der die Spitze des Stengels bildet. Die Morphologie der ausgewachsenen Pflanze allein kann eben solche Probleme nicht lösen.

Zu meinem Erstaunen tritt Velenovsky für die Phyllokladiennatur bei der Gattung *Asparagus* (auch *Myrsiphyllum*) ein: »daß die Infloreszenz auf den Cladodien von *Ruscus* ebensowenig terminal wie bei der Gattung *Danaë* sei, während die ähnliche Infloreszenz bei *Myrsiphyllum* und *Asparagus* seitlich ist. Infolgedessen kann das Cladium von *Myrsiphyllum* mit dem blühenden Cladodium von *Ruscus* überhaupt nicht verglichen und identifiziert werden«, obwohl gerade die Anatomie von *Myrsiphyllum* die Caulomnatur am schwersten erkennen läßt, da durch Dorsiventralität, Gefäßbündelverteilung u. a. die Ähnlichkeit mit einem typischen Laubblatte hier am größten geworden ist.

Die teratologischen Verhältnisse, auf die sich Velenovsky in erster Linie stützt, sind gewiß sehr wertvoll, doch darf ihnen nicht von vorneherein jene tatsachenumwälzende Bedeutung beigemessen werden. Auch soll in der Verwertung solche Erscheinungen nicht einseitig vorgegangen werden. — Bernátsky beschreibt sternförmig entwickelte Phyllokladien von *Ruscus aculeatus*, deren Entstehung nur aus der Caulomnatur erklärt werden kann, indem der Zentralzylinder vielleicht infolge von Hypertrophie Flächen nicht nur in einer, sondern in mehreren Ebenen entwickelt hat. Vielleicht hätte auch die Anatomie der Anomalien manche interessante Tatsache ans Licht gefördert.

(20) Schon Westermaier[1] hat in seinen Untersuchungen an den Scheiden der Kompositenköpfchen (*Armeria*) die Erscheinung beobachtet, daß die Zone des intercalaren Längenwachstums von einem mechanischen Ring umgeben wird. Diesen Ring liefern allerdings die Scheiden, da ja das meristematische Gewebestück des Schaftes doch mechanisch unwirksam sein muß. Experimentell hat Westermaier die Richtigkeit seiner Folgerungen nachgewiesen. Seine bezüglichen Zeichnungen stimmen mit meinen Bildern von den *Asparagus*-Niederblättern vollständig überein, weshalb wir mit viel Wahrscheinlichkeit hier ähnliche Gründe für eine solche mechanische Einrichtung annehmen können. Allerdings sind die Exemplare, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, durchwegs schon erwachsen, ein allfälliges intercalares Längenwachstum schon beendet gewesen; doch wäre es interessant, an jungen Pflanzen auch experimentell der Frage näherzutreten und dies um so mehr, als Haberlandt (Physiol. Pflanzenanatomie, l. c., p. 167) mit Schwendener ein typisches Spitzenwachstum vor allem den Palmen, Dracaenen, Pandaneen, verschiedenen Liliaceen usw. zuspricht. Eine andere Funktion als eben eine Schutzvorrichtung für den intercalaren Aufbau kann in unserem Falle kaum verantwortlich gemacht werden.

Anmerkung. Einige Monate nach Abschluß der Arbeit durhgeführte Zerreißungsversuche haben mich von der großen Wahrscheinlichkeit meiner Schlußfolgerung überzeugt: Die Zerreissung erfolgte fast immer innerhalb der Niederblattscheiden.

(21) Im Anschlusse daran möchte ich die Blüten von *Polygonatum officinale* und *multiflorum* kurz beschreiben, mit dem Bemerken, daß möglicherweise Beziehungen zum Insektenbesuche dabei im Spiele sind. Bei *Polygonatum officinale* sind die Filamente sehr lang, sie heben die Antheren in dieselbe Höhe empor, in der sich die Narbe befindet, so daß 6 zwischen den Perianthblättern und den Filamenten in die Tiefe steigende Kanäle auftreten. Bei *P. multiflorum* dagegen sind die Filamente kürzer, die Narbe liegt tiefer unten und es besteht hauptsächlich nur ein Zentralkanal, der direkt zur Narbe führt, da die von den Wänden der Perigonröhre hereinragenden Haare den ganzen übrigen Innenraum erfüllen. Vielleicht stellt die starke Behaarung eine Einrichtung für den Insektenbesuch dar, die allerdings noch eingehender zu untersuchen wäre.

---

[1] M. Westermaier, »Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems«, Monatshefte d. königl. Akademie d. Wissensch. zu Berlin, 1. Januar 1881, p. 61 ff.

II. TEIL.

Verwertung der anatomischen Befunde für die Systematik.

Die in der Übersicht (p. 3 ff. [399]) angeführten Gattungen werden nach Engler-Prantl, »Natürliche Pflanzenfamilien«, II, 5, in die fünf Unterfamilien: *Asparagoideae, Ophiopogonideae, Aletroideae,*[1] *Luzuriagoideae* und *Smilacoideae* eingereiht, von denen die erste Unterfamilie wiederum in vier Tribus: *Asparageae, Polygonateae, Convallarieae* und *Parideae* zerfällt. Die *Convallarieae* bestehen aus den beiden Subtribus: *Convallarinae* und *Aspidistrinae.*

Die von Engler gegebene Einteilung fußt ausschließlich auf morphologischen Kriterien, wobei in erster Linie der Blütenbau maßgebend war. Im folgenden will ich versuchen, auf Grund der Anatomie festzustellen, inwieweit dieses System Anspruch auf Natürlichkeit hat und ob nicht in manchen Fällen eine andere Gruppierung dem phylogenetischen Standpunkte besser entspricht. Allerdings ist es mit Rücksicht darauf, daß die Liliaceen zweifellos polyphyletischen Ursprunges sind, daß mir ferner sehr wichtige Vertreter überhaupt nicht zugänglich waren, sehr schwer, positive Vorschläge zu bringen, da überdies auch die Anatomie lange nicht so konstante Merkmale bietet, wie wir sie von vornherein vielleicht erwarten, und der Wert gewisser, einer Pflanzengruppe gemeinsamer Merkmale durch ihr Vorkommen bei nachweislich ferne stehenden Pflanzen sehr problematisch wird.

I. Unterfam. **Asparagoideae.**

I. Tribus: **Asparageae.**

Die Asparageen umfassen im ganzen vier Genera, von denen das erste: *Asparagus* das artenreichste ist und in drei Untergattungen: *Euasparagus, Asparagopsis* und *Myrsiphyllum* zerfällt. Von *Asparagopsis* habe ich allerdings keinen Vertreter untersucht. Hinsichtlich der beiden anderen Untergattungen: *Euasparagus* und *Myrsiphyllum* möchte ich betonen, daß die Abweichungen im anatomischen Bau recht bedeutend sind. So finden wir im Stengel von *Asparagus medeoloides* und *Krausii* nicht mehr jenen Gefäßbündeltypus, bei dem das Leptom vollständig zwischen den Schenkeln des Hadroms eingeschlossen ist, sondern das letztere besteht aus einigen wenigen Gefäßen und Tracheiden in symmetrischer Anordnung und über demselben verläuft der Leptomstrang. Ferner zeigen die Phyllokladien, worauf besonders Gewicht gelegt werden muß, einen bedeutenden Unterschied: die Phyllokladien von *Euasparagus* sind weder morphologisch noch physiologisch deutlich dorsiventral gebaut, in den meisten Fällen besteht der Mittelnerv aus einer größeren Zahl von Gefäßbündeln, aus deren Orientierung sich in den seltensten Fällen der Begriff einer morphologischen Oberseite ableiten läßt. Die Spaltöffnungen treten in gleichmäßiger Verteilung auf der ganzen Oberseite auf. Selbst dann, wenn die Phyllokladien fast blattartig abgeflacht werden, wie bei *Asparagus Sprengeri,* treten die Stomata oben und unten auf. Demgegenüber besitzt *Myrsiphyllum* zahlreiche Nerven, eine hochentwickelte Dorsiventralität, die sich sowohl aus der Lage der Bündel als auch aus dem Auftreten der Spaltöffnungen (nur an der physiologischen Unterseite) ergibt. Dazu kommt als sehr wichtiges Kriterium, daß die Niederblätter von *Myrsiphyllum* nicht mehr eine Spur von jenen eigen-

---

[1] Vertreter der *Aletroideae* habe ich selbst allerdings nicht untersucht, doch will ich der Vollständigkeit halber die bezüglichen Angaben in der Literatur mitteilen.

tümlichen Bildungen der echten *Asparagus*-Arten zeigen, die dem intercalaren Wachstum zu dienen scheinen, mit anderen Worten, daß, wenn wir richtig schließen, sich *Euasparagus* und *Myrsiphyllum* in bezug auf das Längenwachstum (Spitzenwachstum oder intercalares) verschieden verhalten. Diese eben angeführten Merkmale allein scheinen zu genügen, um dem Subgenus *Myrsiphyllum* die Berechtigung zu einem eigenen Genus zuzusprechen. Die Verholzung der tertiären Schichten in den Endodermiszellen kann ebenfalls herangezogen werden, da sie erst bei *Asparagus Sprengerii, Krausii* und *medeoloides* beginnt, sich bei *Danaë Laurus* gleich schwach erhält und erst bei *Semele* und *Ruscus* eine bedeutende Intensität erzielt.

Gegenüber *Danaë, Semele* und *Ruscus* ist *Asparagus* (im weiteren Sinne des Wortes) ebenfalls durch eine Reihe anatomischer Merkmale abgegrenzt. Bei *Asparagus* finden wir noch eine mehrschichtige, meist einheitliche Intercutis in der Wurzel, während den drei anderen Gattungen stets eine typische Kurzzellenintercutis zukommt. *Ruscus* unterscheidet sich wiederum von allen übrigen durch das Auftreten einer Endodermis und Fehlen einer mehrschichtigen Intercutis im Rhizom.

Im Bau des Gefäßbündels im Stengel steht vornehmlich *Asparagus* den drei anderen Gattungen isoliert gegenüber, wobei bemerkt sein mag, daß auch nur *Danaë* und *Semele* in dieser Hinsicht nähere Beziehungen zueinander verraten.

Asparagus unterscheidet sich ferner durch den Bau des Assimilationsgewebes im Stengel, das hier typisches Palisadengewebe ist und nicht netzartig zwischen Wassergewebe eingesprengt ist. Auch in den Phyllokladien kommt es in dieser Hinsicht bei *Asparagus* zur höchsten Differenzierung, in vielen Fällen zur Ausbildung von Schwammparenchym, während bei *Danaë, Semele* und *Ruscus* nur Wassergewebe zwischen die beiden annähernd gleich entwickelten Streifen von Assimilationsgewebe der Ober- und Unterseite eingeschaltet ist. Ferner fehlen bei *Asparagus* die Hörnchen im Vorhof der Spaltöffnungen, die mehr oder minder deutlich allen drei anderen Gattungen zukommen. *Danaë, Semele* und *Ruscus* unterscheiden sich auch untereinander in erster Linie im Bau der Gefäßbündel im Stengel, in der Beschaffenheit des Mittelnerves des Phyllokladiums, dem Auftreten der Spaltöffnungen dortselbst, dem Grade ihrer Reduktion und dergleichen mehr. Die Niederblätter von *Ruscus* (die von *Danaë* und *Semele* habe ich nicht untersucht) erinnern durch die starken Bastscheiden um die Gefäßbündel in etwas an *Asparagus*.

Wollen wir die drei Gattungen anschließend an *Myrsiphyllum* in möglichst natürlicher, phylogenetisch begründeter Reihenfolge bringen, so müssen sich zunächst die Formen anschließen, die die ältesten sind: das sind *Semele* und dann *Danaë*. Die Spaltöffnungen auf der Oberseite der Phyllokladien von *Semele* sind bereits sehr spärlich, viel seltener als bei *Danaë*, einer Form, in der noch alles in Umbildung ist, die eben erst vor unseren Augen im Begriffe ist, ihre Phyllokladien durch Ausbildung einer physiologischen Oberseite blattähnlich zu gestalten. Dann folgt *Ruscus*, das phylogenetisch jüngste Glied unserer Reihe, das noch keine oder fast keine Verschiedenheiten seiner beiden Phyllokladienseiten zu erkennen gibt. Aber auch die drei *Ruscus*-Arten sind verschiedenen Alters. Die Rückbildungen der Spaltöffnungen am Rhizom und an den Laubblättern, die gleichen Schritt halten, lassen den Schluß zu, daß *Ruscus hypophyllum* die älteste Form ist, daß sich ihm *R. hypoglossum* anschließt, während *R. aculeatus* das jüngste Glied darstellt.

Die Asparageen stehen ziemlich isoliert. Der Bau der Gefäßbündel von *Asparagus* erinnert allerdings etwas an die Polygonateen, ferner an die Smilacoideen, doch sind zu den letzteren nachweislich gar keine näheren Beziehungen vorhanden, wie aus dem Vergleiche mit dem betreffenden Kapitel hervorgehen wird. Erwähnt sei im Anschlusse daran, daß der mechanische Ring, bei *Asparagus* wenigstens, zweifellos aus dem Grundgewebe entsteht, wodurch sich ein schroffer Gegensatz gegenüber den Polygonateen und überhaupt allen anderen Tribus und folgenden Unterfamilien geltend macht. Für die 3 anderen Gattungen ließ sich aus der Anatomie des entwickelten Stengels nichts erschließen.

II. Tribus: Polygonateae.

Die Polygonateen besitzen als gemeinsames Merkmal einen sehr deutlichen mechanischen Ring im Stengel (*Disporopsis* ist in dieser Hinsicht nicht untersucht), der, wie Haberlandt nachwies, aus echtem Cambium entsteht. Gemeinsame Merkmale sind ferner das Auftreten von kurzen Zellen in der Intercutis der Wurzel, welche im Gegensatze zu den Convallarieen keine auffallende Verdickung durch Celluloselamellen erfahren, ferner die Beschränkung der Spaltöffnungen auf die Unterseite des Blattes (wieder im Gegensatze zu den *Convallarieae* des I. Subtribus: *Convallaria* und *Reineckia*). Die Gefäßbündel zeigen einen übereinstimmenden Bau, der an *Asparagus* erinnert, jedoch sind die Hadromelemente nicht so regelmäßig angeordnet und finden sich an der äußeren Begrenzung des Leptoms sehr häufig Collenchymplatten zu den Cribralprimanen gesellt, die auch für die *Convallarieae* fast durchwegs charakteristisch sind und bei der Parideengattung *Paris* ihr Maximum erreichen. Doch ergeben sich zwischen den Gattungen auch Unterschiede: Während alle anderen (*Disporum* und *Streptopus* wurden daraufhin nicht untersucht) eine Rhizomepidermis besitzen, die bei *Polygonatum* überdies regelmäßig Spaltöffnungen führt, sind die Epidermiszellen bei *Smilacina* zu Haaren (Rhizomhaaren) ausgewachsen, während das darunterliegende Gewebe eine mehrschichtige Intercutis gebildet hat. *Majanthemum* unterscheidet sich von *Polygonatum*, abgesehen von dem Mangel an Spaltöffnungen am Rhizom, durch die ineinandergreifenden Epidermiszellen im Blatte, ein Verhalten, das an die *Parideae* und *Smilacoideae*, ferner auch an *Lapageria* erinnert, dem aber mit Rücksicht auf sein nicht konstantes Auftreten bei bestimmten Gruppen keine Bedeutung beigelegt werden kann und das vielmehr im Zusammenhang mit der Verbreiterung der Blattspreite steht; *Majanthemum* besitzt ferner eine sehr deutliche Endodermis im Rhizom, während *Polygonatum* derselben ermangelt und bei dieser Gattung die Gefäßbündel fast das ganze Innengewebe des Rhizoms erfüllen; durch dieses Merkmal sowie durch die schwache Verholzung in den Endodermiszellen der Wurzel erinnert *Majanthemum* ein wenig an *Convallaria*. Ein wichtiges gemeinsames Merkmal aller Polygonateen gegenüber *Convallaria* liegt darin, daß die Gefäßbündel des Stengels den ganzen Zentralzylinder gleichmäßig erfüllen, während im Schafte von *Convallaria* dieselben in der Nähe des mechanischen Ringes bleiben und einen zentralen Markzylinder freilassen. Das Assimilationsgewebe in den Laubblättern ist übereinstimmend einfach gebaut, besteht durchwegs aus annähernd isodiametrischen Zellen und zeigt nur bei *Disporum pullum* vereinzelt Einbuchtungen der Zellen, die an das Assimilationsgewebe der *Parideae* und *Smilacoideae* erinnern. Die Niederblätter aller daraufhin untersuchten Polygonateen besitzen, mit Ausnahme von *Polygonatum* selbst, in Übereinstimmung mit *Convallaria* mechanische Scheiden an ihren Gefäßbündeln. Die Unterschiede zwischen *Convallaria* und *Polygonatum* sind immerhin so bedeutend, daß die Aufstellung der beiden Gattungen, die früher in eine zusammengefaßt wurden, anatomisch gerechtfertigt ist.

Anschließend sei erwähnt, daß die Gattungen der Polygonateen, wie Bernátsky[1] bereits ausgeführt hat, ja selbst die Arten einer Gattung schon bloß auf die Untersuchung eines einzigen Vegetationsorganes hin sicher bestimmbar sind. Zu beachten ist jedenfalls seine Angabe, daß der Grad des konzentrischen Baues der Gefäßbündel im Rhizom bei den einzelnen Gattungen verschieden ist. Bernátsky bringt überdies jedesmal genaue Maßangaben für die größten Gefäße in den Leitbündeln der einzelnen Vegetationsorgane. Seine Behauptung, daß die rindenständigen Gefäßbündel im Stengel von *Polygonatum officinale* Blattspurstränge sind, ist, wie schon im ersten Teile gesagt wurde, unrichtig.

III. Tribus: Convallarieae.

Engler teilt die *Convallarieae* nach der Gestalt von Griffel und Narbe in zwei Subtribus: die *Convallarinae* und *Aspidistrinae*. Bemerkt sei, daß hier eine ganze Reihe von Formen zusammengefaßt werden, die eine Menge von Abweichungen im anatomischen Bau zeigen.

---

[1] Bernátsky J., »A Polygonatum-félék rendszertani anatómiája«, Növénytani Közlemények, 1906, Bd. 5, Heft 4.

1. Subtribus: *Convallarinae.*

Von den vier Gattungen: *Speirantha, Theropogogon, Convattaria* und *Reineckia* habe ich nur die beiden letzten untersucht; hinsichtlich der ersteren bin ich auf Literaturangaben angewiesen.[1] Für *Reineckia* und *Convatlaria* ergeben sich eine Reihe gemeinsamer Merkmale: Das Auftreten der Spaltöffnungen an der Unter- und Oberseite des Blattes, der einfache Bau des Assimilationsgewebes, dessen Zellen isodiametrisch und nicht wie bei den Aspidistrinen senkrecht zur Längsrichtung des Blattes gestreckt sind, die Kurzzellenintercutis der Wurzel, deren kurze Zellen gleichartige Celluloseverdickungen zeigen. Demgegenüber gelten folgende Verschiedenheiten: *Convallaria* besitzt im Rhizom eine ungemein deutliche, durch Rindenzellen verstärkte Endodermis und in der Epidermis vereinzelt Spaltöffnungen, während *Reineckia carnea* nur an der Unterseite seines dorsiventral gebauten Rhizoms eine deutliche Endodermis und Spaltöffnungen überhaupt nicht besitzt. Im Stamm von *Speirantha convaltarioides* Baker und *R. carnea* fehlt ein mechanischer Ring, während ein solcher in Form eines Collenchymringes bei *Convallaria majalis* vorhanden ist. Während das Leptom von *Reineckia carnea* und auch das von *Convallaria majalis* noch normal gebaut ist, finden sich im Leptom von *Speirantha* ähnliche verdickte Zellengruppen, wie wir sie in typischester Ausbildung bei *Aspidistra* und *Ophiopogon* kennen gelernt haben. Auch dieses Merkmal, das vereinzelt bei Convallarieen und Ophiopogonoideen auftritt, kann wegen seiner Inkonstanz nur beschränkt verwendet werden. Die Gefäßbündel der Niederblätter besitzen stets deutliche Bastschienen.

2. Subtribus: *Aspidistrinae.*

Zwischen *Rohdea* und *Aspidistra* bestehen relativ wenige gemeinsame Merkmale. Beide besitzen zwar Kurzzellenintercuten, doch sind die sekundären Verdickungen der kurzen Zellen völlig verschieden und überdies kommen den Epiblemzellen von *Aspidistra* die faserkörperähnlichen Membranbildungen zu. Während das Rhizom von *Aspidistra* eine Zylinderendodermis und als Hautgewebe eine einfache Epidermis besitzt, fehlt die Endodermis bei *Rohdea* und ist das Rhizom von einer mehrschichtigen Intercutis umkleidet. Durch die Spaltöffnungen an beiden Blattflächen und die eigentümlich gebauten Blattstiele, deren Bündel in mehreren Reihen angeordnet sind und die sich durch das Vorhandensein eines mechanischen Ringes auszeichnen, steht *Aspidistra* völlig isoliert. Gemeinsame Züge im Bau des Blattes: Nicht nur für *Rohdea* und *Aspidistra,* sondern auch für *Gonioscypha* und *Tupistra squatida* Gatol. gilt eine Streckung der Assimilationszellen der Blattoberseite senkrecht zur Längsrichtung des Blattes in der Blattfläche. Auch der Leptombau zeigt wenig einheitliche Züge. Während *Gonioscypha eucomoides* Baker und die früher zu *Capylandra* gestellten Arten der Gattung *Tupistra* ein normales Leptom besitzen, treten bei *Rohdea* und *Tupistra* (im engeren Sinne) collenchymatische Veränderungen auf, die zu dem aberranten Bau von *Aspidistra elatior* hinüberleiten.

Eine Trennung der *Convallarieae* in die beiden Subtribus scheint nur durch den Blattbau und die Entwicklung des Assimilationsgewebes gerechtfertigt, Kriterien, die allerdings, so weit meine Untersuchungen reichen, konstant sind und ohne weiteres Bedenken verwendet werden können. Der mechanische Ring, der den Aspidistrinen fehlt, ist bei den Convallarinen nur teilweise vorhanden. Die Tertiärlamellen der Endodermis aller Convallarieen sind durchwegs schwach, nur bei *Convaltaria* stark verholzt.

IV. Tribus: Parideae.

Die von mir untersuchten beiden Gattungen *Paris* und *Trillium* stimmen in vielen Punkten nicht nur habituell, sondern auch anatomisch überein. Der Bau der Rinde in der Wurzel, das Vorhandensein von kurzen Zellen in der Intercutis, die keine weiteren Besonderheiten zeigen, eine deutliche Epidermis im

[1] Alle Angaben über Pflanzen, deren Anatomie nicht schon im ersten Teile behandelt wurde, sind R. Schulze, l. c., entlehnt. Leider sind sie vielfach sehr unvollständig. Die Nomenklatur solcher Pflanzen, die Schulze bringt, habe ich, um Verwechslungen zu vermeiden, beibehalten. Sie stimmt im allgemeinen mit Engler-Prantl, l. c., überein.

Rhizom, zu der sich bei *Paris* allerdings eine einschichtige, einheitliche Intercutis gesellt, der große Reichtum an Stärke im Rhizom, das Fehlen eines mechanischen Ringes im Stengel sind durchwegs gemeinsame Merkmale. Ein mechanischer Ring kommt nach Schulze allerdings *Medeola virginiana* L. zu, welche Gattung dadurch eine gewisse isolierte Stellung einnimmt. Das wichtigste Merkmal, den Bau des Spaltöffnungsapparats, hat Schulze allerdings nicht untersucht, so daß über denselben nur bezüglich *Paris* und *Trillium* Klarheit herrscht. Diese beide letzten Genera stehen durch den ganz anderen, vielleicht neuen Spaltöffnungstypus vollständig isoliert im Systeme und können vorderhand noch nirgends eingereiht werden. Die gleiche Ausbildung der Blätter, die Wellung der Epidermiszellen (die auch *Medeola* zukommt), das Vorhandensein eines Armpalisadengewebes und von typischem Schwammparenchym, der Mangel einer bestimmten Orientierung der Spaltöffnungen an der Blattunterseite, alle diese Tatsachen bringen die Parideen allerdings den Smilacoideen näher, doch dürfen sie mit Rücksicht auf den Bau der Spaltöffnungen und des mechanischen Ringes bei den *Smilax*-Arten denselben nicht direkt angeschlossen werden. Im Stengel von *Paris polyphylla* Sm. und *Trillium sessile*, tritt eine verholzte Hypodermis auf, die den anderen Gattungen, beziehungsweise Arten von *Trillium* und *Paris* fehlt und durch ein mehrschichtiges Plattencollenchym ersetzt wird. Die Wurzelendodermen sind nur teilweise und schwach verholzt.

In erster Linie ist es wohl der Spaltöffnungsapparat, der jede nähere Verwandtschaft negiert, und ganz besonders ist es ungerechtfertigt, die Parideen den Asparagoideen unterzuordnen. Allen anderen Tribus kommt der *Amaryllis*-Typus der Spaltöffnungen zu, nirgends zeigt das Assimilationsgewebe eine so hohe Entwicklung als gerade bei den Parideen. Meines Erachtens ist es notwendig, nach Klarlegung der Anatomie aller Liliaceen, besonders hinsichtlich des Spaltöffnungsapparates, die Parideen im Falle, als sich kein Anschluß finden lassen sollte, aus den Liliaceen auszuscheiden, wie ja, vgl. unten, ein Gleiches sich auch für die *Smilacoideae* als notwendig wird herausstellen müssen. Es ist ja klar, daß in einem linearen System die zahlreichen, ich möchte sagen, nach allen Richtungen des Raumes verlaufenden Fäden phylogenetischer Beziehungen nicht ersichtlich gemacht werden können, wohl aber kann durch die vollständige Isolierung solcher Formen das Aberrante im Bau zum Ausdruck kommen.

II. Unterfam. **Ophiopogonoideae.**

Eine phylogenetisch hoch interessante Gruppe stellen die *Ophiopogonoideae* dar, von deren vier Gattungen: *Sansevieria, Liriope, Peliosanthes* und *Ophiopogon* ich allerdings nur zwei untersucht habe; bezüglich der beiden anderen bestehen jedoch ziemlich viel Literaturangaben, so daß eine Revision des Systems auf Grund der Anatomie ermöglicht wird. Die Ophiopogonoideen umfassen Formen, die, wie schon auf p. 54 [450] ausführlich dargetan wurde, zweifellos in zwei Gruppen zerlegt werden müssen, deren eine *Sansevieria*, die andere die drei übrigen Gattungen umfaßt. Im folgenden sollen zunächst die wichtigsten Unterschiede der beiden Gruppen mitgeteilt werden und gleichzeitig mit *Sansevieria* werde ich *Dracaena* dort nennen, wo sich gemeinsame Züge finden. (*Dracaena* wurde als Vertreter der Unterfamilie der *Dracaenoideae* untersucht, welche nach Engler den *Asparagoideae* vorausgeht.) *Sansevieria fasciata* und *Dracaena fragrans* besitzen stets eine gemischte Intercutis, während *Ophiopogon* eine Kurzzellenintercutis zukommt. Während das Hautgewebe im Rhizom von *Sansevieria* ein Periderm ist, entwickelte sich bei *Ophivpogon* stets eine mehrschichtige Intercutis.

Spaltöffnungen treten bei *Sansevieria* und *Dracaena* an der Ober- und Unterseite, bei *Ophiopogon* dagegen nur an der Unterseite auf. Der Bau der Epidermiszellen ist im Zusammenhang mit der Entwicklung einer Hypodermis in verschiedenen Streifen des Blattes bei *Ophiopogon, Lirope* und *Peliosanthes* verschieden, während bei *Sansevieria* und *Dracaena* alle Epidermiszellen gleich entwickelt sind, da es dort eine Hypodermis nicht gibt; bei den beiden letzten Gattungen sind die Epidermiszellen durch eine starke, mit mächtigen, zapfenartig gegen die Radialwände vorspringenden Cuticularschichten ausgestattete Außenwand xerophytisch angepaßt, obwohl *Sansevieria* durchwegs feuchte und schattige Standorte bewohnt, wir es hierin also durchaus nicht mit einem Anpassungsmerkmal zu tun haben, sondern viel-

mehr phylogenetische Beziehungen zur Verantwortung heranziehen müssen. Ferner besitzen nur *Sansevieria* und *Dracaena* in der Außenwand ihrer Epidermiszellen Calciumoxalatkryställchen, die sich bei keiner Ophiopogonoidee sonst vorfinden. Im Mesophyll von *Sansevieria* allein kommen speichertracheidenähnliche Zellen und in Übereinstimmung mit *Dracaena* isoliert laufende Baststränge vor. In den Gefäßbündeln ist das Leptom von *Sansevieria fasciata* und *Dracaena fragrans* höchstens mit Ausnahme einiger Bastbrücken normal gebaut oder zeigt schwache Collenchymbildung, während im Leptom von *Ophiopogon*, *Liriope* und *Peliosanthes* die von *Aspidistra* her bekannte Verholzung eines Teiles seiner Elemente vorwaltet. Über den Schaft von *Sansevieria* kann ich nichts aussagen. *Ophiopogon* besitzt stets einen sehr starken mechanischen Ring, innerhalb dessen die Gefäßbündel laufen.

Und nun zur Frage verwandtschaftlicher Beziehungen: Obwohl diese Merkmale dafür sprechen, daß die beiden Gruppen getrennt werden müssen und nicht ohne weiteres in eine und dieselbe Unterfamilie gestellt werden dürfen, so sind doch bei schärferem Zusehen gewisse Kriterien gegeben, welche einen engeren Anschluß möglich machen: der Verlauf und die Schrägstellung der Gefäßbündel. Dieses Kriterium deutet auf die Dracaenoideen hin und zwingt uns, die beiden Gruppen der Ophiopogonoideen an verschiedenen Stellen des Systems den Dracaenoideen anzureihen. Vergleichen wir nochmals *Sansevieria* und *Dracaena* in dieser Hinsicht, so ergibt sich, daß *Sansevieria* den ursprünglichen Typus zeigt und dort der Verlauf der Bündel und die Verteilung der Baststränge viel durchsichtiger und klarer zum Ausdruck kommen. Weniger kompliziert liegen die Bilder bei *Dracaena*. Die Zahl der Gefäßbündel, die immer noch sehr deutlich schräg orientiert sind, ist rückgebildet und die isolierten Baststränge treten nur mehr unmittelbar unter den beiden Epidermen auf. Und gerade die Verwertung dieses letzten Merkmales bietet den Ausgangspunkt für den Anschluß der drei letzten Gattungen der Ophiopogonoideen. Hier finden wir außer der Schrägstellung der in einer Ebene angeordneten Bündel nur noch Hypodermstreifen, deren Bastzellennatur jedoch die Wahrscheinlichkeit, daß wir es hier mit homologen Bildungen zu tun haben, bedeutend erhöht. An welcher Stelle im System der *Dracaenoideae* der Anschluß erfolgen muß, das kann erst dann entschieden werden, wenn über eine größere Zahl von Vertretern derselben genauere Untersuchungsresultate vorliegen werden.

Schulze versucht p. 377, l. c. ebenfalls die *Ophiopogonoideae* im engeren Sinne (mit Ausschluß von *Sansevieria*) ihren verwandtschaftlichen Beziehungen entsprechend im System unterzubringen und kommt zu dem Schlusse, daß sie am nächsten den Convallarinen ständen. Gegen diese Auffassung möchte ich Stellung nehmen. Mit Ausnahme von *Speirantha* stimmt keine Convallarine mit unseren drei Gattungen im Leptombau überein, ein Merkmal, das aber, wie wir wissen, infolge seines inkonstanten Auftretens überhaupt keine Verwendung zur Lösung phylogenetischer Fragen finden kann. Ebensogut könnte man zum Beispiel den Leptombau von *Dasylirion* mit dem von *Ophiopogon* im Schafte vergleichen, da bei beiden das Leptom von einer Brücke mechanischer Zellen in zwei Stränge ganz oder teilweise zerlegt wird. Mit Rücksicht darauf aber, daß auch bei *Smilax*-Arten, die den Ophiopogonoideen absolut nicht nahestehen, ähnliche Bilder gelegentlich beobachtet werden, ist eine Homologisierung dieser Tatsachen gänzlich unstatthaft. Wollte Schulze den Vergleich mit den Convallarinen konsequent zu Ende führen, so müßten gerade infolge des Auftretens der Spaltöffnungen an der Ober- und Unterseite *Sansevieria* und *Dracaena* den Gattungen *Convallaria* und *Reineckia* näher gebracht werden, Gattungen, die durch dieses Merkmal tatsächlich unter den Asparagoideen eine gewisse Sonderstellung einnehmen. Meines Erachtens haben alle vier Gattungen der Ophiopogonoideen mit den Asparagoideen überhaupt nichts gemein, und nur ein noch näher zu untersuchender Anschluß an die Dracaenoideen kann unserem Bestreben, das System auf eine möglichst natürliche phylogenetisch begründete Grundlage zu stellen, gerecht werden.

Auch J. Bernátsky[1] ventiliert die Frage nach der systematischen Stellung der Ophiopogonoideen. In seiner Arbeit beschäftigt er sich mit den morphologischen, pflanzengeographischen und auch anatomi-

---

[1] J. Bernátsky, »Über die Convallarieen und Ophiopogonoideen«, Beibl. zu den Növénytani közlemények, Bd. VII, 1908, Heft 2, p. (9).

schen Tatsachen, die alle für eine nahe Verwandtschaft der Ophiopogonoideen mit den Convallarieen sprechen sollen. Doch bin ich mit dem anatomischen Teile seiner Abhandlung durchaus nicht einverstanden. Gerade diejenigen Kriterien, die inkonstant sind und die, wie ich im zweiten Teile gezeigt habe, gar keine Verwertung finden können (Mangel wellig ineinandergreifender Blattepidermiszellen, Verhältniszahlen zwischen Höhe und Breite der Schließzellen und Epidermiszellen u. a.), werden von Bernátsky zur Beurteilung phylogenetischer Fragen herangezogen und die von mir als wertvoll bezeichneten anatomischen Eigentümlichkeiten (siehe oben) kaum oder gar nicht erwähnt. Insbesondere scheint ihm die Schrägstellung der Gefäßbündel gar nicht aufgefallen zu sein.

Ich glaube, der Fehler liegt hauptsächlich darin, daß solche Untersuchungen immer zwischen zwei oder mehreren Gruppen vorgenommen werden, die im gegenwärtigen Systeme nahe beisammenstehen, ohne daß man an die Möglichkeit naher Beziehungen zu fernerstehenden Gruppen denkt, aus deren gegenwärtiger systematischer Stellung jedoch kein absolut sicherer Schluß auf den Grad der Verwandtschaft gestattet ist.

Infolgedessen muß der Schlußsatz: »Das auf morphologischem und pflanzengeographischem Wege gefundene Resultat, daß die Ophiopogonoideen mit den Convallarieen zumindest so nahe verwandt sind wie letztere mit den Parideen, Polygonateen und Asparageen, wird somit durch die anatomischen Befunde bekräftigt« schon deshalb und aus einem anderen Grunde als unrichtig bezeichnet werden, weil die Parideen nachweislich gar nicht in den Verwandtschaftskreis der Asparagoideen hineingehören.[1]

III. Unterfam. **Aletroideae.**

Die *Aletroideae*, die die Moore und Heiden Ostasiens und des östlichen Nordamerikas bewohnen, habe ich selbst nicht untersucht und werde hier der Vollständigkeit halber nur das mitteilen, was Schulze in seinen Untersuchungen bringt. Demzufolge sind die Epiderimszellen durchwegs zartwandig, das Assimilationsgewebe einfach gebaut. An *Ophiopogon* erinnert das Leptom, in dem bereits im Stengel, noch deutlicher aber im Blatt dickwandige Elemente auftreten. Das Vorhandensein eines mechanischen Ringes ist nicht konstant, beständig vorhanden ist er bei *Aletris japonica* Lamb. während er zum Beispiel bei *Aletris farinosa* L. nur auf den unteren Teil des Stengels beschränkt bleibt. Die Blätter der *Aletris*-Arten besitzen nicht wie die von *Ophiopogon* Hypodermstreifen. Über die Stellung der Symmetrieebenen der Gefäßbündel zu den Blattflächen wird nichts ausgesagt. Engere verwandtschaftliche Beziehungen scheinen nicht zu bestehen, namentlich ist aus diesen Angaben eine Berechtigung des Anschlusses an die Ophiopogonoideen nicht ersichtlich.

IV. Unterfam. **Luzuriagoideae.**

Die Luzuriagoideen umfassen eine Reihe von Gattungen, von denen ich nur *Lapageria* und *Luzuriaga* untersucht habe; doch liegen Angaben über *Geitonoplesium, Eustrephus, Behnia* und *Philesia* vor so daß es möglich wird, einen Überblick über den anatomischen Bau zu gewinnen.

Im Stamme aller kommt ausnahmslos ein mechanischer Ring zur Ausbildung, der im Gegensatze zu den Smilacoideen immer geschlossen ist und dessen Bastzellen nur vereinzelt eine Fächerung erfahren. Am Stamme wie an der physiologischen Unterseite der Blätter treten Spaltöffnungen auf, die einen typischen Bau zeigen und in manchen Fällen an den Blättern (zum Beispiel bei *Luzuriaga radicans*) eingesenkt sind. Die Begriffe, »morphologische und physiologische Unterseite«, sind bei *L. radicans* und anderen Arten, so *L. polyphylla* F. v. M., ferner bei *Geitonoplesium cymosum* (R. Br.) A. Cunn. nicht identisch, da durch Drehung des Blattstieles eine Verwendung der Blattspreite (um 180°) erfolgt ist. Die Epidermiszellen schließen bei *L. radicans* polygonal aneinander, während sie bei *L. polyphylla* und

---

[1] Erfreulicherweise hat Engler in seinen Nachträgen (1897, p. 75) die Notwendigkeit, *Sansevieria* den Dracaenoideen anzuschließen, richtig erkannt und dieses Genus bei den Ophiopogonoideen gestrichen. Allerdings sind trotzdem die Ophiopogonoideen im engeren Sinne an ihrem alten Platze stehen geblieben, wohin sie gewiß nicht gehören.

Lapageria rosea mit gewellten Radialwänden ineinandergreifen. Das Mesophyll besteht bei *Luzuriaga radicans* aus sehr wenigen, chlorophyllreichen Zellschichten, die oberste Zellschichte zeigt bei *Philesia buxifolia* Lam. typisch palisadenförmige Anordnung; das Mesophyll von *Lapageria rosea* zeigt, was ich im anatomischen Teile nicht erwähnt habe, kräftige Verdickungsleisten in allen Zellen des Assimilationsgewebes, namentlich des Schwammparenchyms. Es handelt sich dabei um eine Modifikation der Tüpfelbildung: die Tüpfel werden unregelmäßig konturiert und die verdickten Wandteile treten als verästelte, derbe Leisten auf, die nicht im geringsten eine Regelmäßigkeit etwa wie im Mesophyll von *Sansevieria* zeigen. Das Assimilationsgewebe von *Lapageria* erinnert durch seine Armpalisaden und sein Schwammparenchym an *Smilax*-Arten, womit auch die ineinandergreifenden Epidermiszellen übereinstimmen. Die Gefäßbündel zeigen normalen Bau, in den Blättern werden sie von Bastschienen begleitet. Die Orientierung der Spaltöffnungen stimmt mit der Längsrichtung der Blätter überein, nur bei *Lapageria rosea* fand ich die Längsrichtung der Spaltöffnungen gegen die des Blattes unter einem bestimmten Winkel geneigt.

Verwandtschaftliche Beziehungen: Es läßt sich nicht leugnen, daß solche zu den Asparagoideen bestehen; sie erscheinen mir in manchen Fällen wahrscheinlicher als solche zu den Smliacoideen. Schulze behauptet zwar, daß ein Stammstück von *Smilax myrtillus* einem solchen von *Luzuriaga* zum Verwechseln ähnlich gebaut sei, doch hat er dabei wichtige Unterschiede im Bau des mechanischen Ringes und der Spaltöffnungen, die unten besprochen werden, außeracht gelassen, obwohl gerade sie einen direkten Anschluß verbieten. Immerhin ist *Lapageria rosea* in seinem Blattbaue einer *Smilax* sehr ähnlich und sind die Unterschiede gegenüber einer *Luzuriaga* so bedeutend, daß man sich des Eindruckes der Unnatürlichkeit dieser Zusammenfassung nicht erwehren kann. Jedenfalls wird auch in dieser Unterfamilie eine weitere Zergliederung erfolgen und in erster Linie *Lapageria* von den anderen Gattungen abgespalten werden müssen.

V. Unterfam. **Smilacoideae.**

Das Pericambium in den Wurzeln der von mir untersuchten *Smilax*-Arten ist meistens mehrschichtig, die Leptomstränge sind tiefer in den Zentralzylinder versenkt. Verschiedene Eigentümlichkeiten im Bau der unterirdischen Caulome bei *Smilax aspera, glycyphylla* Smith (Endodermis), bei *Smilax sagiltaefolia* (Raphidensklereiden) und *Heterosmilax Gaudichiana* DC. (starke Verdickung der Innenwände der äußeren Zellen im mechanischen Ring) sind schon im ersten Teile erwähnt worden. Allen untersuchten *Smilax*-Arten kommt ein mechanischer Ring zu, der aus einzelnen Bastschienen besteht, die entweder im Zusammenhang mit Gefäßbündeln oder unabhängig davon entstehen und selten zu einem vollständig geschlossenen Ring zusammentreten. Die Angaben Schulze's, daß *Heterosmilax Gaudichiana* und *Smilax glycyphylla* einen vollständig geschlossenen Bastring hätten, daß *Smilax odoratissima* Bl., *leucophylla* Bl. et S. und *herbacea* L. geschlossene Hohlzylinder hätten, die durch Verschmelzung der Bastmassen der äußeren Gefäßbündel hervorgegangen seien, während nur *Smilax lanceaefolia* Boxb. und *Rhipogonum scandens* Forst..getrennte, in einen Kreis gestellte Bastschienen hätte, teile ich mit großer Reserve mit, da sie mir recht unglaubwürdig erscheinen. Vielleicht hat er nur die dünneren Zweige untersucht, in denen tatsächlich sekundär geschlossene Ringe auftreten können. Ich habe bei allen untersuchten *Smilax*-Arten getrennte Bastschienen beobachten können. Gar nicht erwähnt Schulze das Auftreten der Nebenzellen an den Spaltöffnungen der Stengel, die mir überall untergekommen sind und deren Vorhandensein die systematische Stellung der *Smilax*-Arten in ein ganz anderes Licht rückt. Diese Tatsache, die ich bei keinem Vertreter der anderen Unterfamilien beobachtet habe, weist, wie schon im ersten Teile betont wurde, im Zusammenhang mit dem Auftreten getrennter Baststränge vielleicht auf phylogenetische Beziehungen zu den *Cyperales* hin.

Die Blätter der *Smilacoideae* besitzen gewellte Radialwände der Epidermiszellen, und diese Wellung ist abhängig von dem Grade der flächenförmigen Verbreiterung der Blattspreite. Die Spaltöffnungen, die an den Blättern nicht die charakteristischen Nebenzellen zeigen, sind in keiner bestimmten Richtung orientiert, was in etwas an die Parideen erinnert. Auch das Assimilationsgewebe, von dem Schulze gar nicht

spricht, stimmt in seinem Bau (Armpalisaden und Schwammparenchym) vollkommen mit dem der Parideen und auch mancher *Luzuriagoideae*, so *Lapageria rosea*, überein.

Mit Rücksicht auf den verschiedenen Bau des mechanischen Ringes und der Spaltöffnungen stehen die Smilacoideen unter den Liliaceen isoliert und auch an eine nähere Beziehung zu den Asparagoideen ist mit Ausnahme der *Parideae*, mit denen sie den Blattbau gemeinsam haben, nicht zu denken, obwohl Schulze, hauptsächlich gestützt auf den ähnlichen Bau der Gefäßbündel und auf gewisse Analogien in der Verdickungsweise der Wasserleitungsröhren, dafür eintritt.

Wie aus der Gedankenfolge in diesem Kapitel hervorgeht, sind die Unterfamilien, mit denen wir uns beschäftigten, recht heterogenen Charakters, und nur in wenigen Fällen sind wir imstande, auf nahe phylogenetische Beziehungen hinzuweisen. Erst wenn die anatomische Bearbeitung aller Liliaceen vorliegt, werden wir imstande sein, unter gleichzeitiger Verwertung der Morphologie eine durchgreifende Änderung in der Systematik vorzunehmen und die Liliaceen, wie wahrscheinlich ist, in mehrere Familien zu zerlegen, eine Vermutung, die Prof. Dr. K. Fritsch[1] schon aus morphologischen Gründen ausgesprochen hat.

---

[1] J. Wiesner und K. Fritsch, »Organographie und Systematik....«, l. c., p. 407, Anm. 304.

Graz, Institut für systematische Botanik, April 1911.

Literaturverzeichnis.

De Bary A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

Baroni E., Ricerche sulla struttura istologica della *Rhodea japonica* e sul suo processo d'impollinazione, N. G. B. J., XXV, 1893, p. 152—175 (Referat im Bot. Jahresbericht 1893, I, p. 575).

Benecke W., Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, Botan. Zeitung, 1892, p. 520.

Bernátsky J., Das *Ruscus*-Phyllokladium, Bot. Jahrb. f. Syst., XXXIV, p. 161.

— A *Polygonatum*-félék rendszertani anatómiája, Növénytani Közlemények, 1906, Bd. 5, Heft 4.

— Über die Convallarieen und Ophiopogonoideen, Beiblatt zu den Növénytani Közlemények, Bd. 7, 1908, Heft 2, p. (9).

Drabbe E., *Sansevieria guineensis* Willd., Quart. Journ. Inst. Comm. Research Tropics, Liverpool Univ., II, 1907, p. 137—140, with plate.

Engler A. und Prantl K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 5; Nachtrag z. II—IV, 1897.

Euker R., Zum Leitbündelverlauf von *Convallaria majalis* L.; Ber. D. Bot. Ges., XXIV, 1906, p. 330—339, tab. XV (Ref. im Bot. Jahresbericht, 1906, Bd. II, p. 57).

Falkenberg P., Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen, Stuttgart 1876.

Fritsch K., Exkursionsflora für Österreich, 2. Aufl., Wien 1909.

Greilach H., Zur Anatomie des Blattes von *Sanseviera* und über die *Sanseviera*-Faser, Österr. botan. Zeitschrift, LI, 1901, p. 132.

Guilland H., Recherches sur l'anatomie comparée et le développement de tissus de la tige dans les Monokotylédones, Ann. d. sc. nat., Botan., 6. série, T. 5, 1878.

Guttenberg H. v., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora, Bot. Jahrb. f. Systematik 38, p. 383.

Haberlandt G., Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems, Leipzig 1879.

— Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Auflage, Leipzig 1909.

Irmisch Th., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, VI. in d. Abhandlungen d. Nat. Ges. zu Halle, III. Bd., 1856.

Juel H. O., Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Wurzeln, Bihang Till. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 9, Nr. 9, 1884.

Kny L., Über einige Abweichungen im Bau des Leitbündels der Monokotyledonen, Sonderabdruck aus den Verhandlungen d. Bot. Ver. d. Provinz Brandenburg, Jahrg. 1881, p. 103.

Kroemer K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Bibl. bot., Heft 59, 1903.

Leitgeb H., Die Luftwurzeln der Orchideen, Wien 1864, Denkschrift der math.-naturw. Klasse d. Wiener Akad. d. Wissensch., Bd. XXIV, p. 197.

Lewin F. J., Formation of an irregular endodermis in the roots of *Ruscus* sp., Ann. of Bot. 1900, Bd. XIV, p. 157 (Referat im Bot. Jahresbericht 1900, II, p. 119).

Meyer Art., Erstes mikroskopisches Praktikum, Jena 1898.

Menz J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gattung *Allium* nebst einigen Bemerkungen über die anatomischen Beziehungen zwischen *Allioideae* und *Amaryllidoideae*, a. d. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CXIX, Abt. I, Mai 1910.

Molisch H., Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen, Jena 1901.

Müller H., Über die Metacutinisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen, Bot. Zeitung 1906, p. 53.

Ortmann, Beiträge zur Kenntnis unterirdischer Stengelgebilde, Diss., Jena 1886.

Porsch O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena 1905.

Reinhardt M. O., Das leitende Gewebe einiger anomal gebauter Monokotylenwurzeln, Inaug. Diss. z. Erl. d. Doktorwürde a. d. phil. Fakultät d. Friedr.-Wilhelms-Univ. zu Berlin, 1885.

Schellenberg H. C., Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen, Bot. Zeitung 1886, p. 169 ff.

Scholz E., Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Asparagus officinalis* L., Sonderabdruck a. d. Festschrift zum 50. Jahresb. d. Schottenfelder k. k. Staats-Realschule im VII. Bezirk in Wien, 1901.

— Morphologie der Smilaceen mit besonderer Berücksichtigung ihres Sproßwechsels und der Anatomie der Vegetationsorgane, 23. Jahresber. d. nied.-österr. Landes-Realgymnasiums, Stockerau 1887/88.

Schulze R., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Veloziaceen, Engler, Botan. Jahrbücher, Leipzig 1893, Bd. 17, p. 295.

Schwendener S., Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotyledonen, Leipzig 1874.

— Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Berlin 1882.

Strasburger E., Das botanische Praktikum, 4. Aufl., Jena, 1902.

Szafer W., Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* Mönch., Österr. bot. Zeitschrift, LX, Juli 1910, p. 254.

Treub M., Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones, Extrait du musée botanique de Leide, Tom II, 1876.

Velenovsky J., Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen (Beih. z. Botan. Zentralbl., XV, 1903, p. 257).

Westermaier M., Beiträge zur Kenntnis des mech. Gewebesystems, Monatshefte d. königl. Akademie d. Wissenschaften zu Berlin, 1. Januar 1881, p. 61.

Wiesner J., Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 5. Aufl., Wien 1906.

— und K. Fritsch, Organographie und Systematik der Pflanzen, 3. Aufl., Wien 1909.

Winbach, Beiträge zur Kenntnis der Schutzscheide, Dissertation, Weimar 1887.

Wulff Th., Studien über verstopfte Spaltöffnungen, Österr. botan. Zeitschr., 1898, p. 201.

Yasuda A., *Aspidistra elatior* Blume, The Botanical Magazine‘ Vol. VIII, Nr. 84, Tokyo 1894 (Referat im Bot. Zentralbl. 58, p. 338.)